

bvi



bvj

5^b

VWO

biologie voor jou
LEEROPDRACHTENBOEK



BIOLOGIE VOOR DE BOVENBOUW
VWO

AUTEURS

MARIANNE GOMMERS
ARTHUR JANSEN
ANDRÉ VAN LEIJEN
HANS RAWEE
THEO DE ROUW

EINDREDACTIE

ILSE GMELIG
LINEKE PIJNAPPELS

MET MEDEWERKING VAN

DANIËL VAN DRAANEN
PAULA VAN KRANENBURG
CEES MULDER
MARTEN MULDER
RENÉ WESTRA

MAX RELEASE 2020

MALMBERG 'S-HERTOGENBOSCH
WWW.BIOLOGIEVOORJOU.NL

Voorwoord

Dit boek maakt deel uit van de methode *Biologie voor jou* voor de bovenbouw van het vwo. Met deze methode kun je (met aanwijzingen van je docent) oefenen op je eigen niveau, en je goed voorbereiden op proefwerken en examens. We gebruiken in deze methode ‘docent’, ‘leerling’ en ‘bioloog’ voor beide geslachten.

Biologie voor jou bestaat uit leeropdrachtenboeken, uitwerkingenboeken en een digitale leeromgeving. Je kunt alle onderdelen uit het boek ook daarin doen.

OPBOUW VAN DE THEMA'S

Biologie voor jou is opgedeeld in thema's. In een thema wordt de leerstof van een bepaald onderwerp uit de biologie behandeld. Alle thema's in de delen 4, 5 en 6 vwo samen vormen de gehele leerstof voor het biologie-examen vwo. De thema's bestaan steeds uit dezelfde onderdelen. Deze staan hierna beschreven.

ONTDEKKEN

In deze context kun je de leerstof ontdekken door een maatschappelijke vraag of probleem op te lossen. Zo ontdek je welke rol biologie speelt in het dagelijks leven. Ook maak je alvast kennis met een deel van de leerstof van het thema. Je docent zegt of en wanneer je met ‘Ontdekken’ aan de slag gaat.

BASISSTOF

In de basisstoffen staat in tekst en beeld alle leerstof die je moet kennen. Ook staan er opdrachten in waarmee je de leerstof oefent. Met behulp van het uitwerkingenboek kun je deze opdrachten zelf nakijken. Je kunt de opdrachten ook maken in de digitale leeromgeving. Bij moeilijke opgaven krijg je direct feedback en de gesloten opgaven worden automatisch nagekeken. Je ziet dan meteen het goede antwoord. Aan het einde van sommige basisstoffen staat een verwijzing naar een opgave uit de Biologie Olympiade. Deze kun je herkennen aan het  symbool. Dergelijke opgaven zijn extra uitdagend. De opgaven waarnaar verwezen wordt, staan achter in dit boek.

SAMENHANG

Met de context in de ‘Samenhang’ leer je nog beter verbanden te leggen tussen de leerstof uit de basisstoffen. Je leert om de verschillende organisatieniveaus in de biologie met elkaar te verbinden, van klein naar groot en andersom.

PRACTICA

De practica staan overzichtelijk bij elkaar in een aparte paragraaf. Bij elk practicum is aangegeven bij welke basisstof het practicum hoort. Veelgebruikte biologische technieken staan in aparte kaders zodat je deze gemakkelijk kunt opzoeken.

AFSLUITING

In de samenvatting staat precies omschreven wat je moet kennen en kunnen voor een proefwerk of toets. De samenvatting is opgedeeld in leerdoelen. Deze leerdoelen kun je ook terugvinden in de basisstoffen. Hierdoor kun je opzoeken welke leerstof bij de samenvatting hoort.

EXAMENTRAINER

Je kunt het thema afsluiten met de ‘Examentrainer’. De examentrainer helpt je niet

ONTDEKKEN	
Honderd jaar hardlopen	8
BASISSTOF	
1 Chemie in cellen	10
2 Enzymen	15
3 Koolstofassimilatie	23
4 Voortgezette assimilatie	30
5 Dissimilatie	39
SAMENHANG	
Koe neemt gas terug	50
VERRIJKINGSSTOFFEN	
Eiwitturnover	
Biologische techniek: chromatografie	
Promovendus	
PRACTICA	52
AFSLUITING	
Samenvatting	56
Flitskaarten	
Test Jezelf	
Examentrainer	60

▲ Opbouw van thema 3

alleen bij de voorbereiding op het examen, maar brengt ook verband aan tussen de verschillende thema's. Zo leer je de samenhang tussen begrippen en processen beter te zien.

EXTRA IN DIGITALE LEEROMGEVING

In de digitale leeromgeving vind je dezelfde onderdelen als in het boek. Daarnaast zijn er verrijkingsstoffen, Test Jezelfs, oefentoetsen, flitskaarten, de Versterk Jezelf en links naar filmpjes over biologische onderwerpen. Deze onderdelen staan hierna beschreven.

VERRIJKINGSSTOF

De verrijkingsstoffen staan alleen online en bevatten extra stof bij het thema. Met de verrijkingsstoffen kun je extra kennis of vaardigheden opdoen, of oefenen op een meer uitdagend niveau.

TEST JEZELF EN OEFENTOETS



Je kunt elke basisstof afsluiten met Test Jezelf. Hierbij krijg je vragen om te testen of je de basisstof voldoende beheerst. Maak je een vraag fout, dan krijg je een herkansing. Haal je de score van 100%, dan weet je dat je de basisstof beheerst.



De Oefentoets wordt pas zichtbaar nadat je een Test Jezelf hebt afgerond. De Oefentoets bestaat uit Test Jezelf opgaven. Met de Oefentoets kun je ook met een heel thema oefenen. Je kunt de Oefentoets zo vaak doen als je wilt.

FLITSKAARTEN



Met de flitskaarten kun je biologische begrippen leren op een leuke en interactieve manier. Hiermee kun je gemakkelijker een thema leren voor je proefwerk of examen.

VERSTERK JEZELF



De Versterk Jezelf helpt je om onderwerpen die je nog niet goed beheerst, te oefenen. Als je veel opgaven bij een bepaald onderwerp niet goed maakt, verschijnt er een uitnodiging op je scherm om de bijbehorende Versterk Jezelf te maken. Je kunt de Versterk Jezelf ook op een ander moment doen.

FILMPJES



Deze knop stuurt je door naar biologiefilmpjes.nl. Hier vind je filmpjes over biologische onderwerpen, gerangschikt per thema.

TOELICHTING BIJ CONTEXTEN

In dit boek staan veel contexten. Contexten verbinden de leerstof. Ook kun je met contexten ontdekken welke rol biologie speelt in het dagelijks leven, in beroepen en in de wetenschap. Bij contexten staan opdrachten die je helpen om de leerstof toe te passen in een nieuwe omgeving. Dit is een goede voorbereiding op het examen.

Sommige contexten staan in een opvallend oranje kader. Maar je zult ook zien dat veel opdrachten kleine contexten bevatten. In de contexten staat nooit nieuwe leerstof die je moet kennen voor het examen. Je hoeft contexten dus niet uit je hoofd te leren.

We wensen je veel plezier bij het werken met dit deel van *Biologie voor jou* en veel succes bij de voorbereiding op je examen.

De auteurs

Inhoud

THEMA 3

Stofwisseling in de cel

ONTDEKKEN

Honderd jaar hardlopen 8

BASISSTOF

- 1 Chemie in cellen 10
- 2 Enzymen 15
- 3 Koolstofassimilatie 23
- 4 Voortgezette assimilatie 30
- 5 Dissimilatie 39

SAMENHANG

Koe neemt gas terug 50

VERRIJKINGSSTOFFEN

Eiwitturnover 

Biologische techniek: chromatografie 

Promovendus 

PRACTICA 52

AFSLUITING

Samenvatting 56

Flitskaarten 

Test Jezelf 

Examentrainer 60

THEMA 4

DNA

ONTDEKKEN

Het eeuwige leven 64

BASISSTOF

- 1 De bouw en functie van DNA 66
- 2 DNA-replicatie 72
- 3 Transcriptie 85
- 4 Translatie en eiwitsynthese 92
- 5 Genexpressie 99
- 6 Genetische variatie 111
- 7 Biotechnologie 121

SAMENHANG

Een designerbaby met CRISPR 130

VERRIJKINGSSTOFFEN

Erfelijke ziekten en afwijkingen bij de mens 

Leren en werken 

Ideeën voor onderzoek 

PRACTICA 132

AFSLUITING

Samenvatting 134

Flitskaarten 

Test Jezelf 

Examentrainer 138

THEMA 5

Planten**ONTDEKKEN**

Rode planeet zoekt groene vingers 142

BASISSTOF

- | | | |
|---|-----------------------------|-----|
| 1 | Bouw, groei en ontwikkeling | 144 |
| 2 | Transport in planten | 151 |
| 3 | Assimilatie en dissimilatie | 159 |
| 4 | Voortplanting | 166 |
| 5 | Reageren op de omgeving | 171 |

SAMENHANG

Een plantenbak als elektriciteitscentrale 178

VERRIJKINGSSTOFFEN

Dubbele bevruchting bij zaadplanten	
Het tropisch regenwoud	
Plantenteeltdeskundige	

PRACTICA 180

AFSLUITING

Samenvatting	184
Flitskaarten	
Test Jezelf	

Examentrainer 186

BIOLOGIE OLYMPIADE OPDRACHTEN  188

REGISTER 194

COLOFON 198

3

Stofwisseling in de cel

Planten nemen via de bladeren en de wortels lichtenergie en grondstoffen op. Mensen moeten voedsel opnemen om in leven te blijven. In de stofwisseling zetten cellen de opgenomen stoffen en energie om in een bruikbare vorm.

ONTDEKKEN

Honderd jaar hardlopen 8

BASISSTOF

- | | | |
|---|--------------------------|----|
| 1 | Chemie in cellen | 10 |
| 2 | Enzymen | 15 |
| 3 | Koolstofassimilatie | 23 |
| 4 | Voortgezette assimilatie | 30 |
| 5 | Dissimilatie | 39 |

SAMENHANG

Koe neemt gas terug 50

VERRIJKINGSSTOFFEN

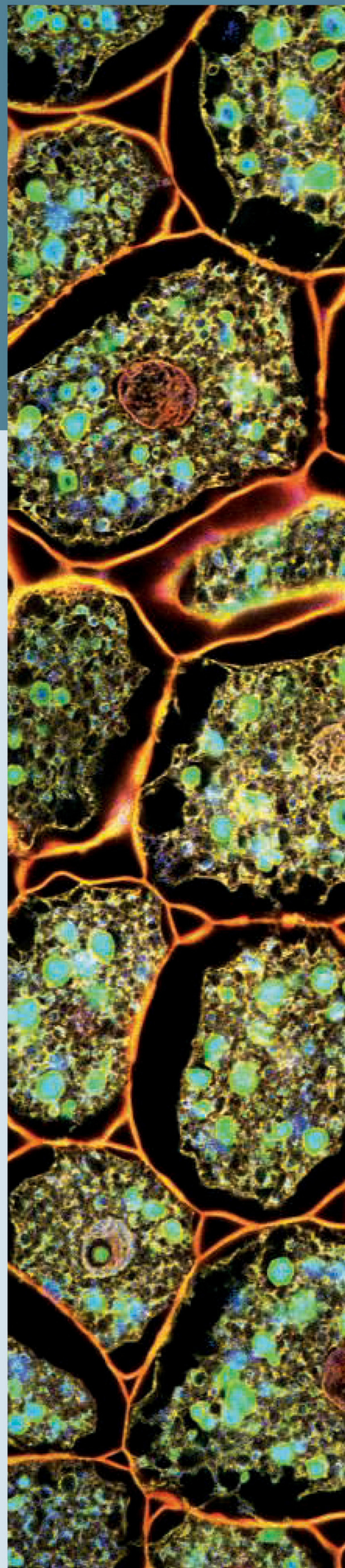
Eiwitturnover	☐
Biologische techniek: chromatografie	☐
Promovendus	☐

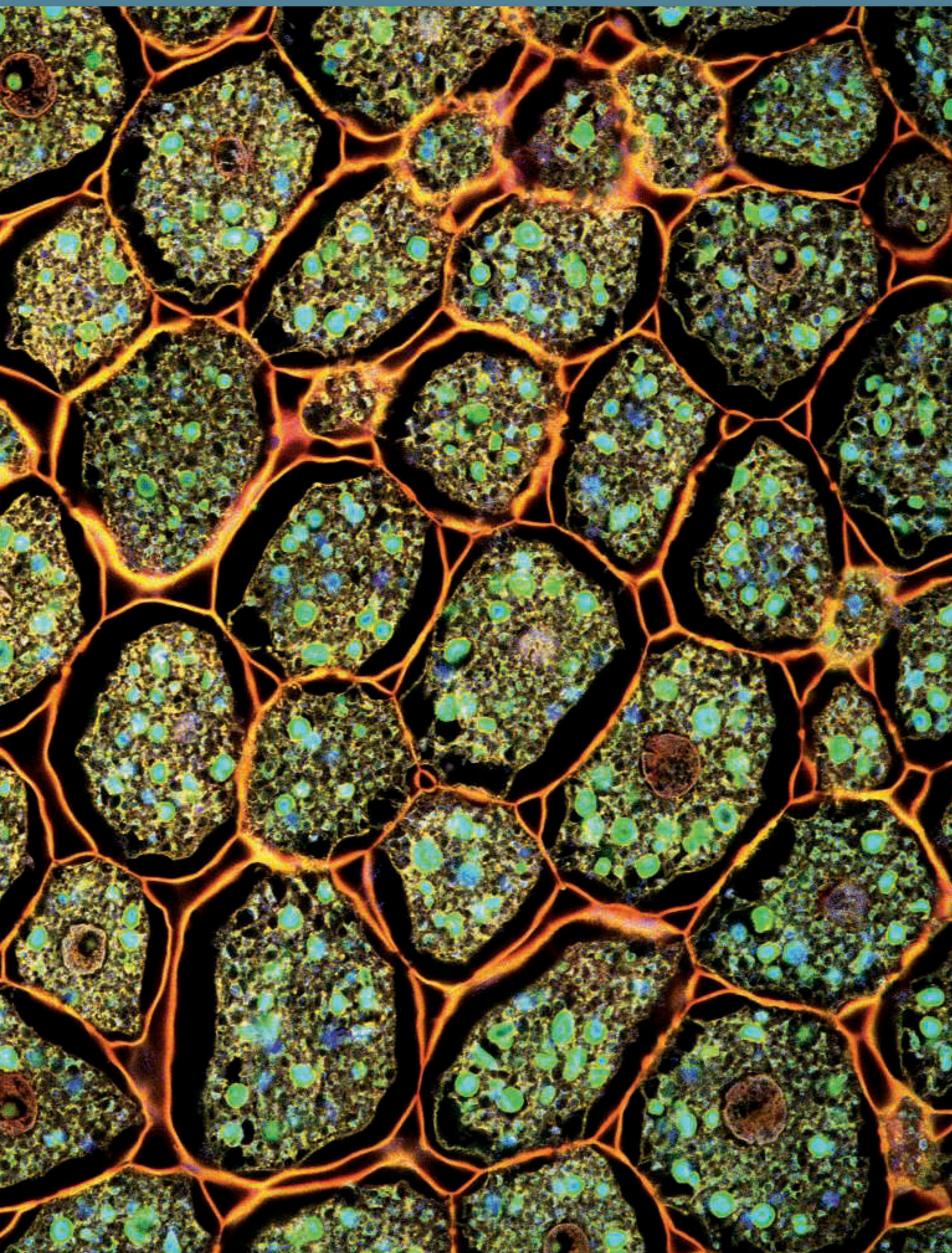
PRACTICA 52

AFSLUITING

Samenvatting	56
Flitskaarten	☐
Test Jezelf	☐

Examentrainer 60







Honderd jaar hardlopen

►► BASISSTOF 1

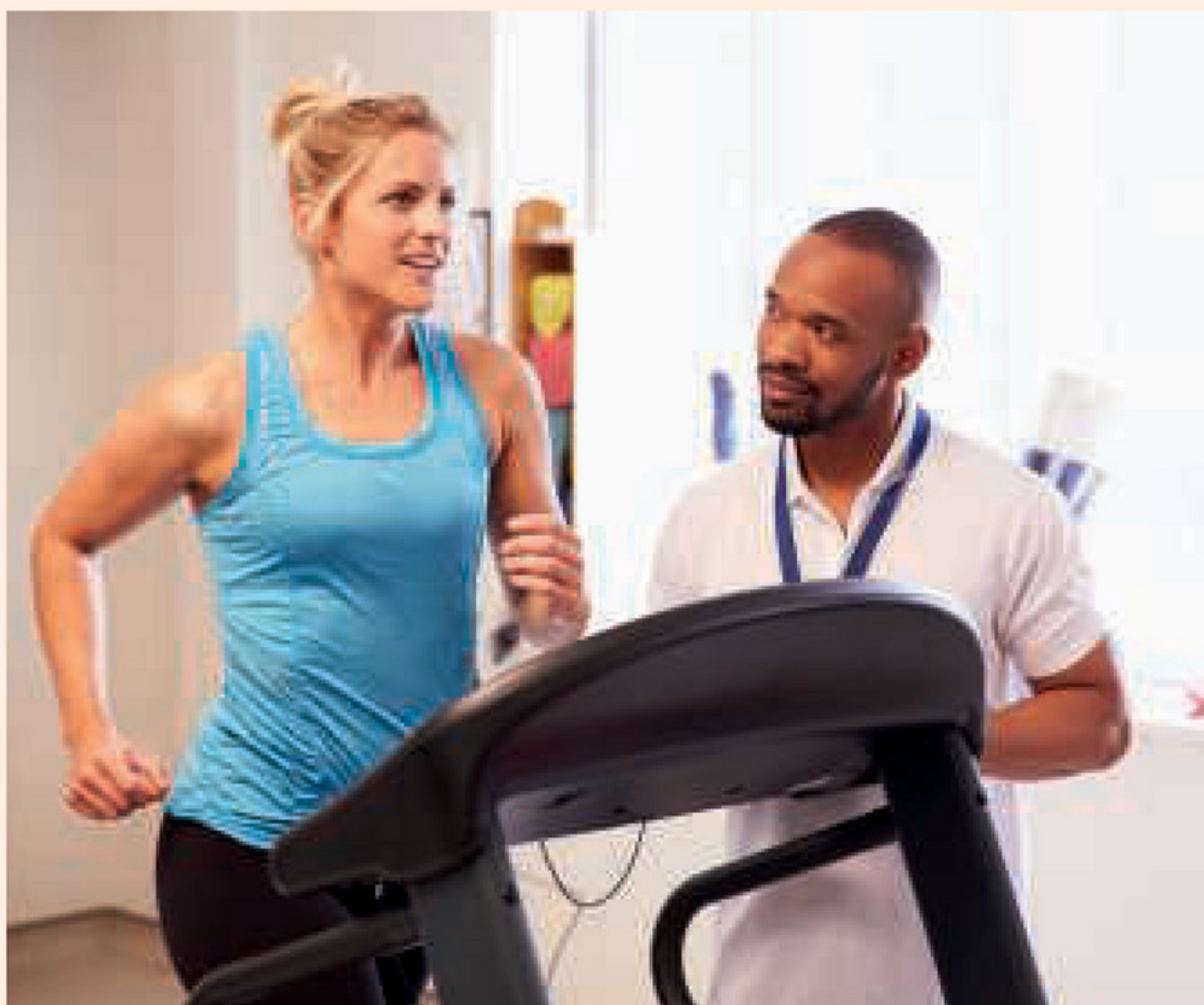
De eerste marathon in Amsterdam vond plaats in 1916. Louwe Huizinga uit Groningen werd eerste. Sinds 1975 is de Amsterdam Marathon een jaarlijks terugkerend evenement. De veertigste editie van 2015 telde meer dan 45 000 deelnemers. Zo'n 16 500 van hen gingen voor de officiële afstand van 42,195 km.

De oudst bekende langeafstandsliep in Nederland werd gehouden in 1893. Bij deze 'go as you please-race' van maar liefst 85 km mochten de deelnemers zelf kiezen of ze wilden hardlopen of wandelen. De eerste loper kwam na bijna negen uur over de finish. Inmiddels zijn er in Nederland ruim 2,4 miljoen hardlopers en meer dan dertig jaarlijkse marathons. De grootste is die van Rotterdam met 17 500 inschrijvingen en 12 798 finishers in 2016, op de voet gevolgd door Amsterdam waar in datzelfde jaar 12 181 lopers over de finish kwamen. Ook Eindhoven, Leiden, Utrecht en vele andere plaatsen in Nederland hebben een eigen marathon.

‘Duursporters hebben veel energie nodig.’

Een marathon loop je niet zomaar. Wie nog nooit heeft hardgelopen, mag best twee jaar uittrekken voor de voorbereiding. Ook moet je inzicht hebben in de werking van de energiesystemen van het lichaam. Duursporters, zoals marathonlopers, hebben veel energie nodig om hun intensieve inspanning gedurende lange tijd vol te houden. Het vrijmaken van die energie kan op verschillende manieren gebeuren, afhankelijk van de intensiteit en de duur van de inspanning. Marathonlopers gebruiken vooral het aerobe energiesysteem. Bij een wedstrijdmarathon bijvoorbeeld kunnen lopers hun hoge snelheid (20 km/h) meer dan twee uur volhouden doordat ze precies zó hard rennen dat de aerobe energievoorziening tot de grens wordt gebruikt – zonder over die grens heen te gaan. Dat lukt alleen door op de juiste manier te trainen.

▼ **Afb. 1** Trainen voor een marathon.



opdracht

Je bent werkzaam als fysiotherapeut in een sportschool. Een vaste bezoeker wil volgend jaar graag meedoen aan de Amsterdam Marathon. Hij heeft jou gevraagd hem te helpen bij zijn training.

Je wilt de sporter graag helpen om de eindstreep te halen. Eerst ga je hem informeren over hoe in zijn lichaam energie wordt vrijgemaakt en waar die energie vandaan komt. Omdat je weet dat er meer mensen in de sportschool trainen voor de marathon, besluit je hierover een algemene informatiefolder te maken. Je doet dit samen met twee collega's.

- 1 Maak een informatiefolder over de energievoorziening in het lichaam.

Stap 1 Inleiding

Geef puntsgewijs aan wat je gaat behandelen in de folder.

Stap 2 Informatie

Leg uit hoe energie in het lichaam wordt vrijgemaakt:

- Wat is het verschil tussen assimilatie en dissimilatie? Gebruik hierbij de begrippen 'organische stoffen' en 'anorganische stoffen'.
- Wat is chemische energie?
- Wat is ATP, hoe is ATP opgebouwd en wat is de functie? Gebruik hierbij ook de begrippen 'ADP' en 'fosforylering'.
- Waarom gaan de ademhalingsfrequentie en de hartslag tijdens hardlopen omhoog?

Stap 3 Slot

Waar kunnen mensen terecht voor meer informatie?

Aandachtspunten

- Bedenk dat de vormgeving (uiterlijk van de folder) aantrekkelijk moet zijn.
- Maak een goede voorkant voor de folder.
- Zorg voor een of meer informatieve afbeeldingen.
- Maak de tekst niet te uitgebreid, want dan willen mensen het niet meer lezen.
- Vouw de folder op de juiste wijze.

Leerdoel

- Je kunt omschrijven wat stofwisseling, assimilatie en dissimilatie zijn en wat er bij deze reacties met de energie gebeurt.

1 Chemie in cellen

Je lichaam bestaat uit miljarden cellen. In elke cel bruist het dag en nacht van de chemische activiteit. Stoffen worden gevormd en afgebroken om de cel op te bouwen en te zorgen voor de broodnodige energie.

METABOLISME

Het geheel van chemische omzettingsprocessen in een organisme is de **stofwisseling (metabolisme)**. Een groot deel van de stofwisseling vindt plaats in cellen. Levende cellen nemen stoffen op uit hun omgeving en zetten die stoffen om in andere stoffen. Die omzettingen zijn nodig voor de opbouw van de cel en de energievoorziening.

In ons lichaam vinden processen plaats die altijd doorgaan, zoals de hartslag, de ademhalingsbewegingen en de peristaltische bewegingen van het darmkanaal. Alle stofwisselingsprocessen die in rust doorgaan, worden gerekend tot het basale metabolisme (de grondstofwisseling).

De intensiteit van het basale metabolisme kun je bepalen door de hoeveelheid zuurstof te meten die een individu in rust verbruikt. De intensiteit van het basale metabolisme blijkt onder andere afhankelijk te zijn van het geslacht, de leeftijd en het lichaamsgewicht.

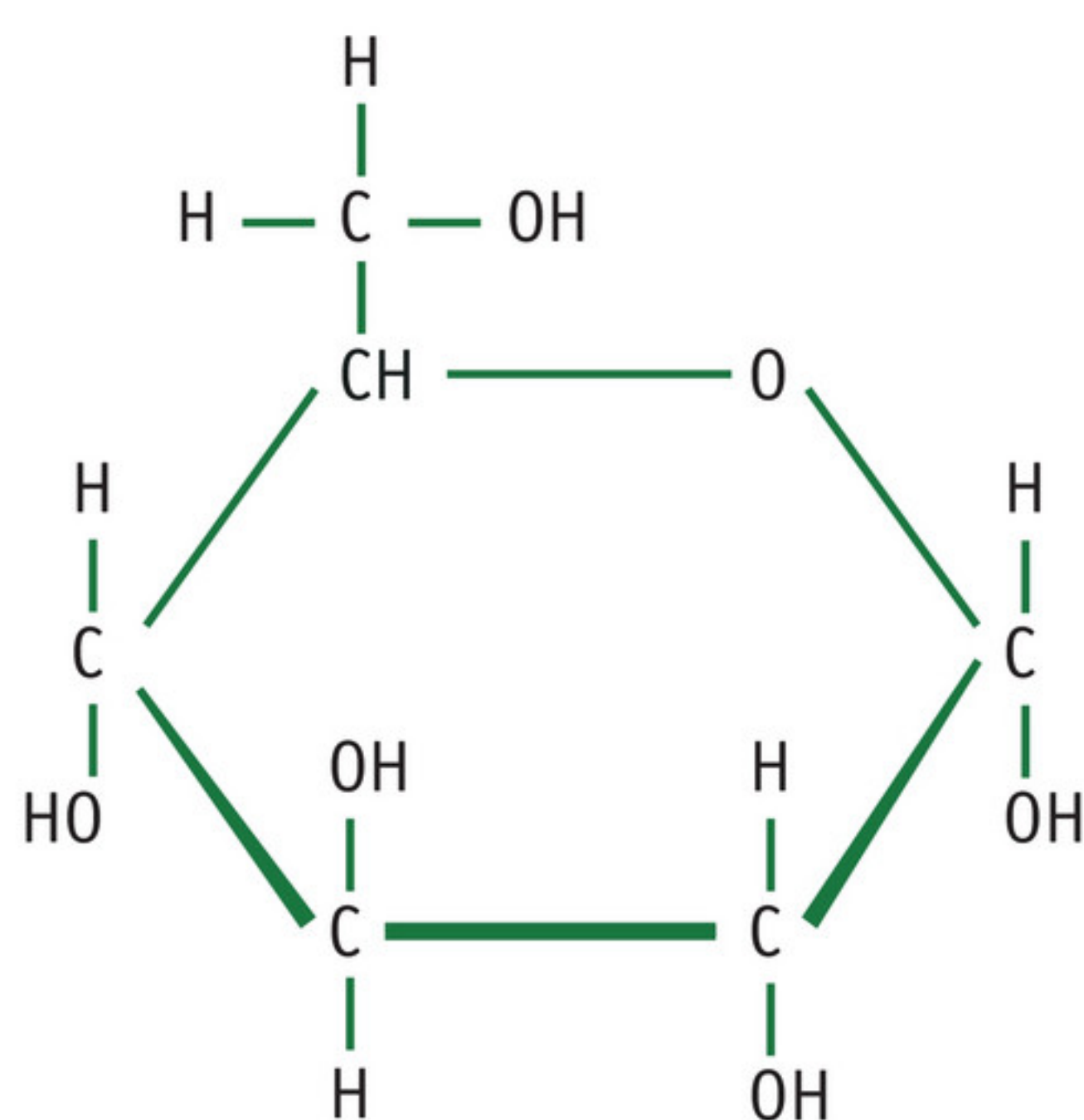
► PRACTICUMOPDRACHT 1

ENERGIERIJKE ORGANISCHE STOFFEN

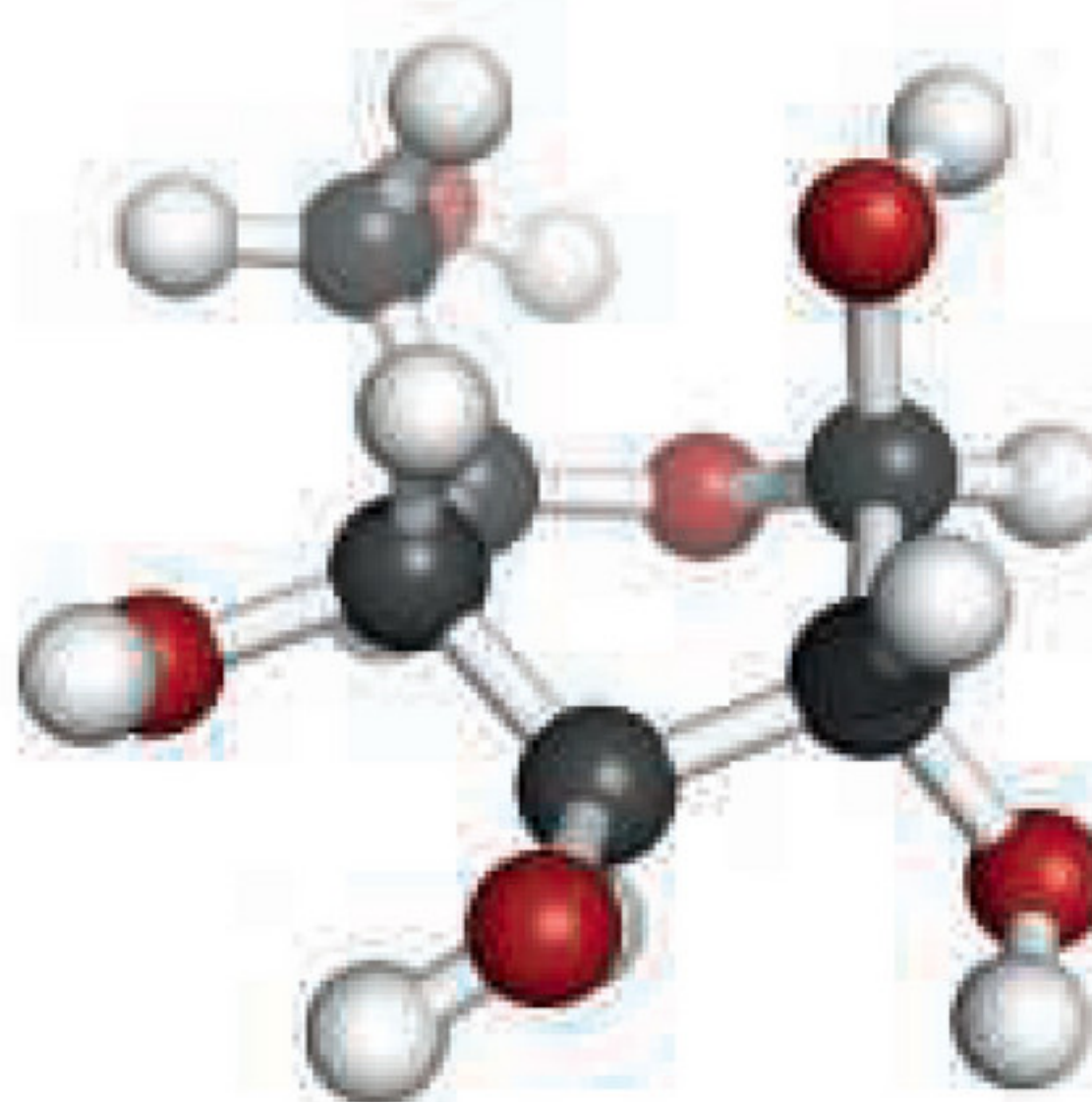
Cellen bestaan uit organische en anorganische stoffen. De moleculen van organische stoffen bevatten een of meer ketens van koolstofatomen. Deze koolstofketens kunnen enkele atomen lang zijn, maar kunnen ook duizenden koolstofatomen bevatten. Een organisch molecuul bevat naast het element koolstof (C) altijd het element waterstof (H) en meestal ook zuurstof (O). Om de bindingen tussen koolstof- en waterstofatomen tot stand te brengen, is energie nodig. Bij het verbreken van de C–H-bindingen komt de energie beschikbaar voor de cel. De energie die in de atoombindingen van energierijke stoffen is opgeslagen, wordt **chemische energie** genoemd. Anorganische stoffen bestaan uit kleine, eenvoudig gebouwde moleculen. Ze bevatten weinig energie.

De organische stof glucose is belangrijk voor de stofwisseling als brandstof en bouwstof. De molecuulformule van glucose is $C_6H_{12}O_6$. In afbeelding 1 zijn de structuurformule en een ruimtelijk model van glucose weergegeven.

▼ **Afb. 1** Glucose.

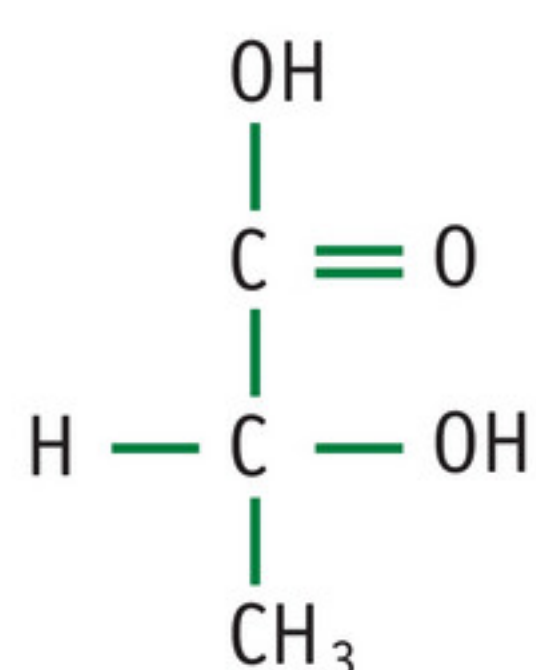


1 structuurformule



2 ruimtelijk model

- ▼ **Afb. 2** Een molecuul melkzuur met één dubbele binding.



In een structuurformule is aangegeven welke atomen aan elkaar zijn gebonden. Wanneer twee atomen door twee bindingen aan elkaar zijn gebonden, spreken we van een dubbele binding. Een voorbeeld is de binding tussen C en O in melkzuur (zie afbeelding 2).

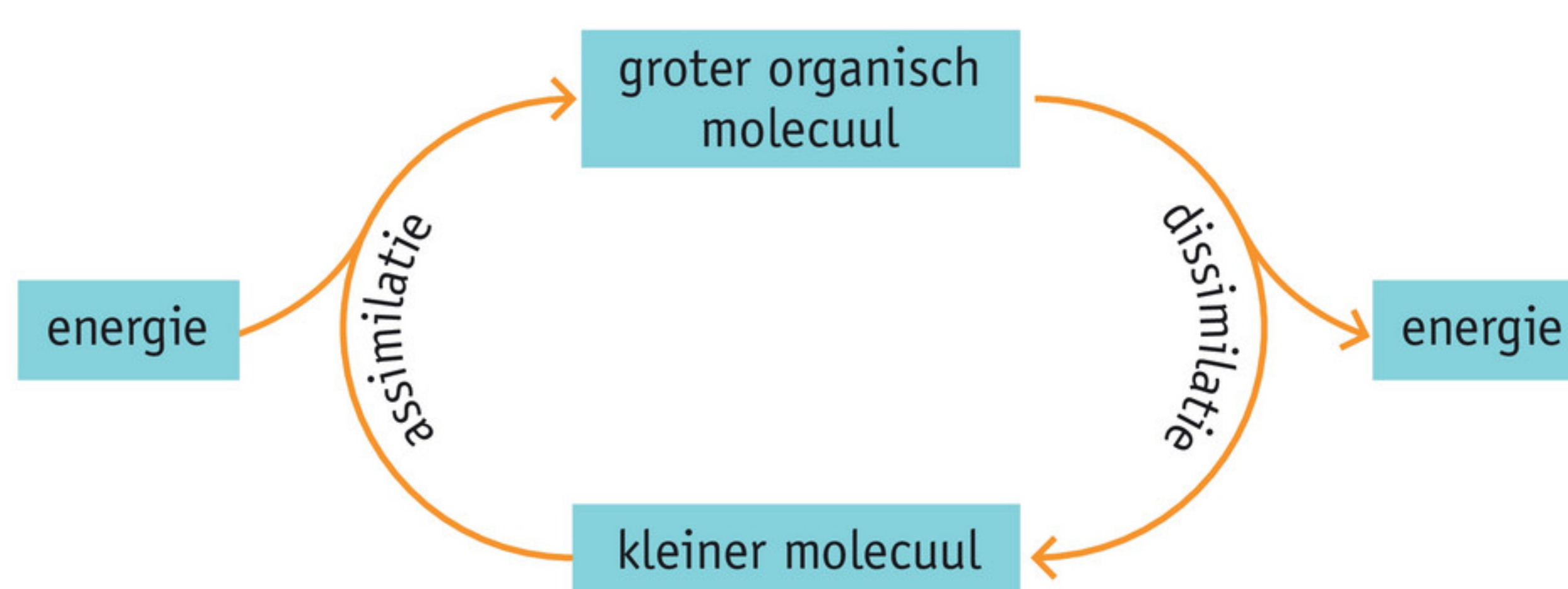
ASSIMILATIE EN DISSIMILATIE

Stofwisselingsprocessen zijn in te delen in assimilatie- en dissimilatieprocessen.

Assimilatie is de opbouw van organische moleculen uit kleinere moleculen.

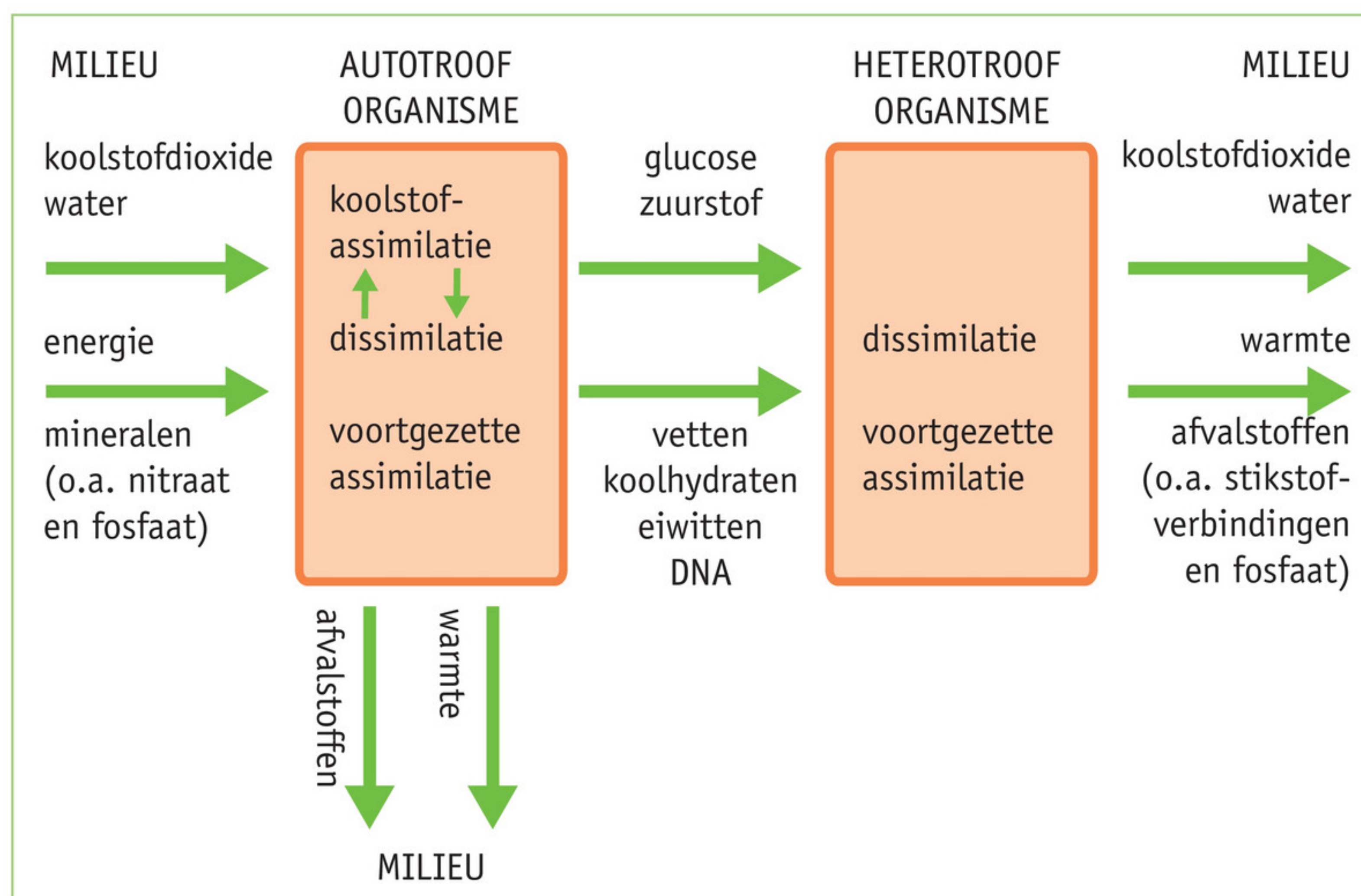
Dissimilatie is de afbraak van grote organische moleculen tot kleinere moleculen. Voor assimilatie is energie nodig, bij dissimilatie komt energie beschikbaar (zie afbeelding 3).

- **Afb. 3** Assimilatie en dissimilatie.



Alleen autotrofe organismen (zoals planten en cyanobacteriën) zijn in staat glucose te vormen uit koolstofdioxide en water. Dit heet **koolstofassimilatie**. De organische stof glucose is vervolgens de grondstof voor de vorming van andere koolhydraten, vetten, eiwitten en DNA. Dit is de **voortgezette assimilatie**. Bij voortgezette assimilatie ontstaan grote organische moleculen met energierijke bindingen. Door dissimilatie van organische moleculen komt energie beschikbaar voor celprocessen, zoals assimilatie of stoffentransport. Voortgezette assimilatie en dissimilatie vinden zowel in autotrofe als in heterotrofe organismen plaats (zie afbeelding 4).

- **Afb. 4** Stofwisseling in cellen.



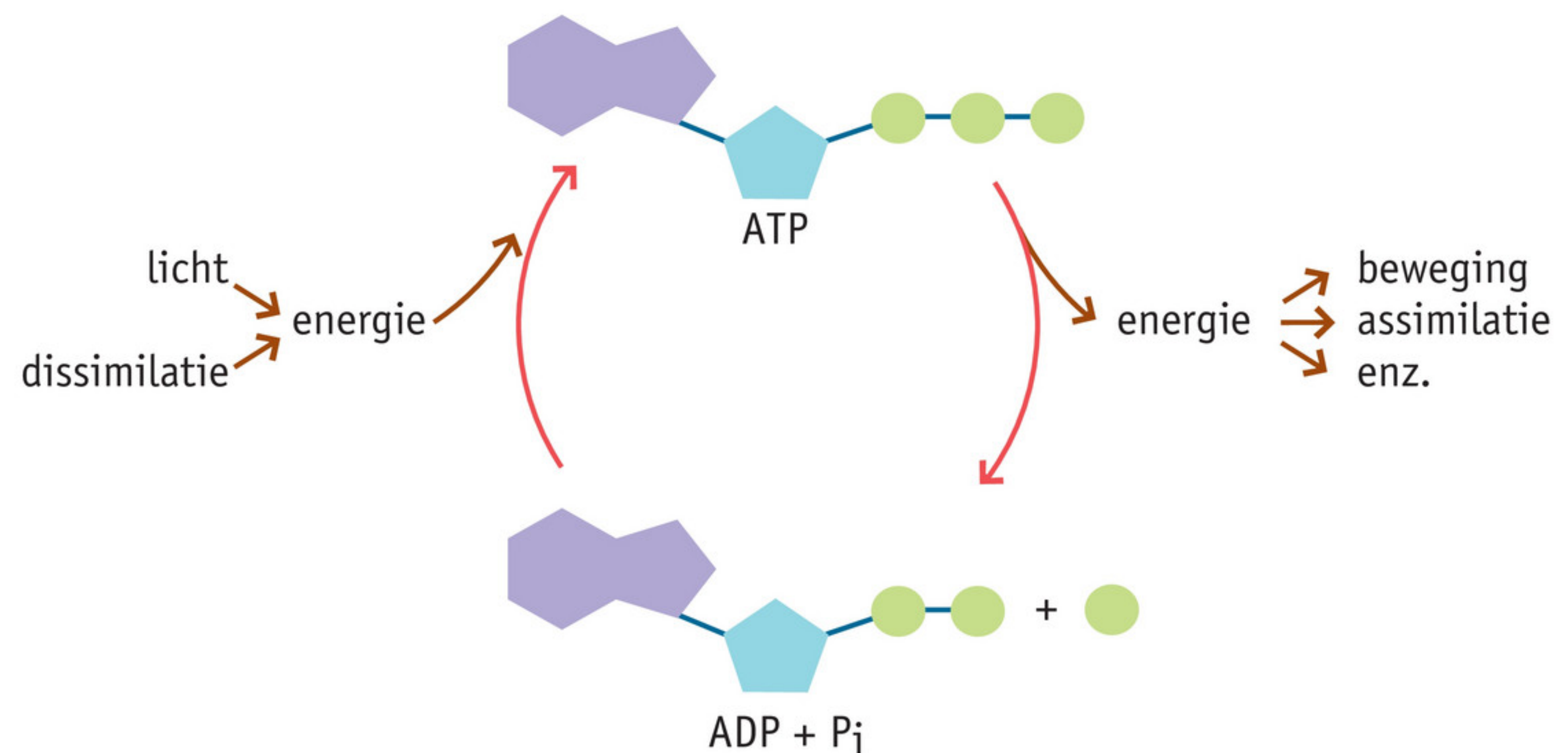
opdrachten

- 1
 - a Noteer drie verschillen tussen organische en anorganische stoffen.
 - b Wat is de functie van assimilatie? En van dissimilatie?
 - c Leg uit dat organismen die in staat zijn tot koolstofassimilatie, autotroof worden genoemd.
- 2
 - a Bij de energieomzettingen in een organisme wordt niet alle energie omgezet in chemische energie.
Welke vorm van energie ontstaat naast de chemische energie?
 - b Is dit altijd 'energieverlies'?
- 3 Wat gebeurt er met het gewicht van een individu waarbij in de cellen gemiddeld meer assimilatie plaatsvindt dan dissimilatie? Leg je antwoord uit.

ENERGIEDRAGERS

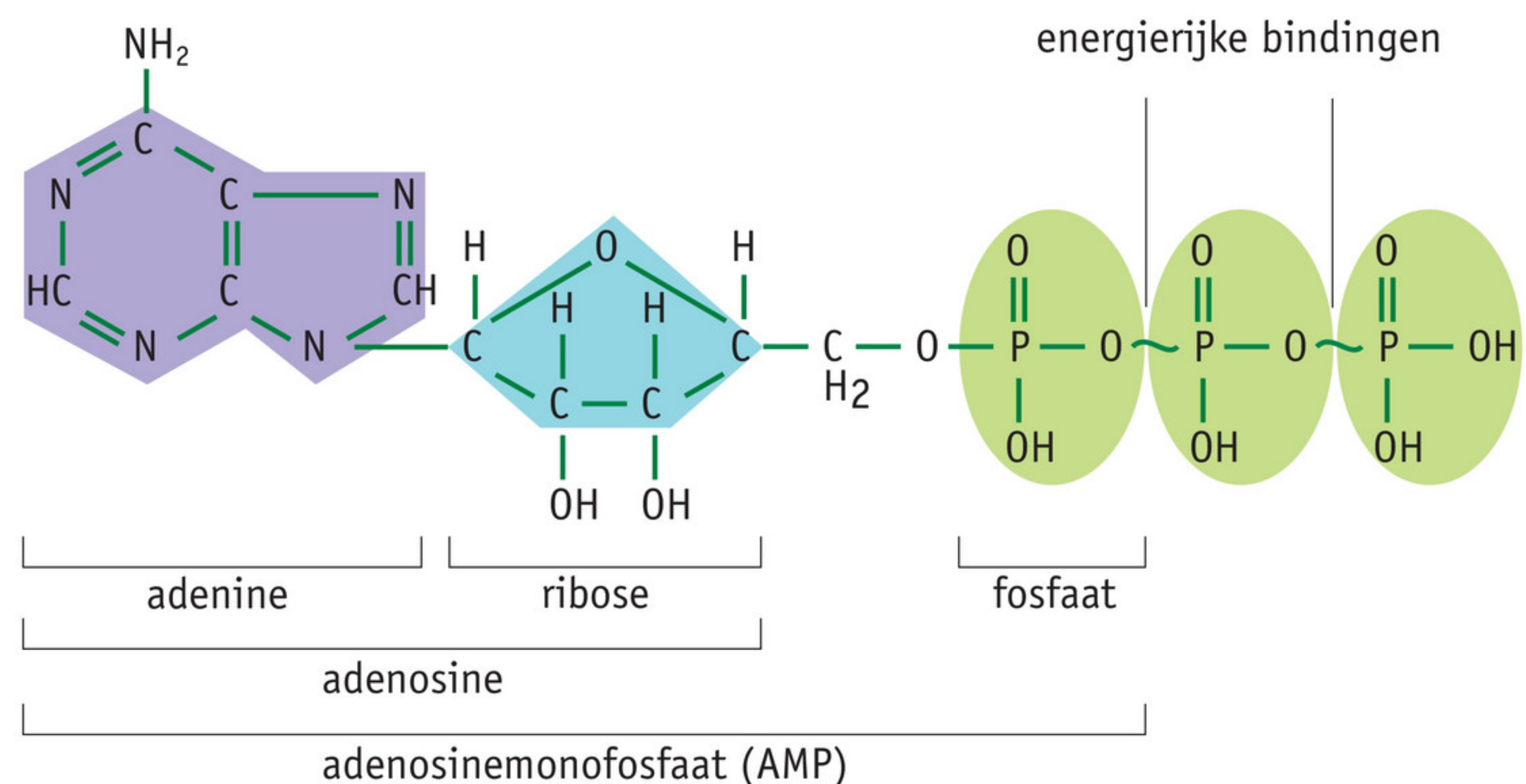
Cellen delen, groeien en zorgen voor levensprocessen zoals beweging en transport en afscheiding van stoffen. Daarvoor hebben cellen energie nodig. Moleculen van de stof **ATP** (**adenosinetrifosfaat**) transporteren chemische energie naar plaatsen in de cel waar energie nodig is (zie afbeelding 5).

► **Afb. 5** Energietransport met behulp van ATP.



ATP bestaat uit adenosine (dat is opgebouwd uit adenine en ribose) en drie fosfaatgroepen (zie afbeelding 6). In de bindingen tussen de fosfaatgroepen is veel chemische energie vastgelegd. Wanneer de derde fosfaatgroep van ATP wordt afgesplitst, ontstaat **ADP** (**adenosinedifosfaat**) en komt bindingsenergie beschikbaar.

► **Afb. 6** Structuurformule van ATP.



De energie die hierbij beschikbaar komt, kan worden overgedragen aan stofwisselingsreacties en processen in de cel, bijvoorbeeld eiwitsynthese of actief transport over membranen. Bij afsplitsing van de tweede fosfaatgroep van ADP ontstaat AMP (adenosinemonofosfaat).

Andere energiedragers (of dragermoleculen) zijn de chemisch aan ATP verwante moleculen **NAD⁺** (nicotinamide-adenine-dinucleotide) en **NADP⁺** (nicotinamide-adenine-dinucleotide-fosfaat).

ATP wordt gevormd bij de fotosynthese in chloroplasten (bladgroenkorrels) en bij verbranding in mitochondriën. Daarbij worden lichtenergie en chemische energie uit glucose, die voor de cel onbruikbaar zijn, omgezet in de chemische energie van ATP. Door binding van een fosfaatgroep aan ADP ontstaat energierijk ATP. Deze reactie wordt **fosforylering** genoemd. In reactievergelijkingen wordt een vrije fosfaatgroep vaak weergegeven door P_i ('inorganic phosphate').

opdrachten

Gebruik de tabel met structuurformules van energiedragers (dragermoleculen) in je **Binas** (tabel 67L).

- 4
 - a Van welke andere dragermoleculen is AMP een bestanddeel?
 - b Welke van deze moleculen zijn, naast ATP, ook energiedragers?
 - c Waarop kan de chemische en functionele verwantschap van de dragermoleculen duiden?
 - d Geef het reactieschema van de vorming van ATP.
- 5 Alihan zit in 5 vwo en verbruikt naar schatting 8800 kJ energie per dag.
 - a Zoek op hoeveel kilojoule energie een mol ATP in de cel maximaal oplevert bij omzetting in $ADP + P_i$.
 - b Een mol ATP weegt 507 g.
Bereken hoeveel kilogram ATP Alihan op een dag naar schatting omzet in ADP. Rond het antwoord af op een geheel getal.
- 6
 - a Welke energieomzettingen vinden achtereenvolgens plaats als zonne-energie wordt gebruikt voor de vorming van een eiwit in een plant? De zonne-energie wordt eerst omgezet in glucose.
 - b In welke organellen vinden deze energieomzettingen achtereenvolgens plaats?

CONTEXT

Leefwereld

Tweede leven voor urine

▼ Afb. 7 Festivalurine.



Als het aan het bedrijf GMB Watertechnologie ligt, krijgt de urine van festivalgangers voortaan een tweede leven. Uit de plas worden de anorganische stoffen fosfaat en stikstof teruggewonnen om er kunstmest van te maken. GMB heeft hiervoor SaNiPhos opgericht. Dit bedrijf in Zutphen kan vijfduizend kubieke meter urine per jaar verwerken. Dat is het equivalent van ongeveer dertien miljoen toiletbezoekjes. De urine wordt geleverd door de farmaceutische industrie, sportevenementen en muziekfestivals (zie afbeelding 7). De verwerking levert struviet op. Struviet is een rijke meststof bestaande uit ammonium, fosfaat en magnesium ($\text{NH}_4\text{MgPO}_4 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$). Planten gebruiken de anorganische stoffen uit de mest bij de voortgezette assimilatie.

opdrachten

- 7 Stikstofhoudend ureum en fosfaat in urine worden gevormd bij de dissimilatie van eiwitten en dragermoleculen. Gebruik bij deze opdracht je **Binas** (tabel 67L).
 - a Welke (typen) dragermoleculen in cellen bevatten het element stikstof?
 - b En welke dragermoleculen in cellen bevatten het element fosfor?
 - c Een tekort aan het element fosfor komt bij mensen die gevarieerd eten niet voor. Leg dat uit.
- 8 De waterzuiveringsinstallaties van Waterschap De Dommel in Noord-Brabant halen jaarlijks 400 ton struviet en 8 miljoen m^3 biogas uit het afvalwater, afkomstig van 1,3 miljoen inwoners.
 - a Van welk soort afval in het afvalwater is het biogas afkomstig?
 - b De verbranding van biogas draagt niet bij aan het versterkte broeikaseffect. Leg dat uit.
- 9 Wat is het tweede leven voor urine?

Leerdoelen

- Je kunt de bouw en werking van enzymen beschrijven.
- Je kunt de invloed van milieu-factoren op de enzymactiviteit beschrijven.

2 Enzymen

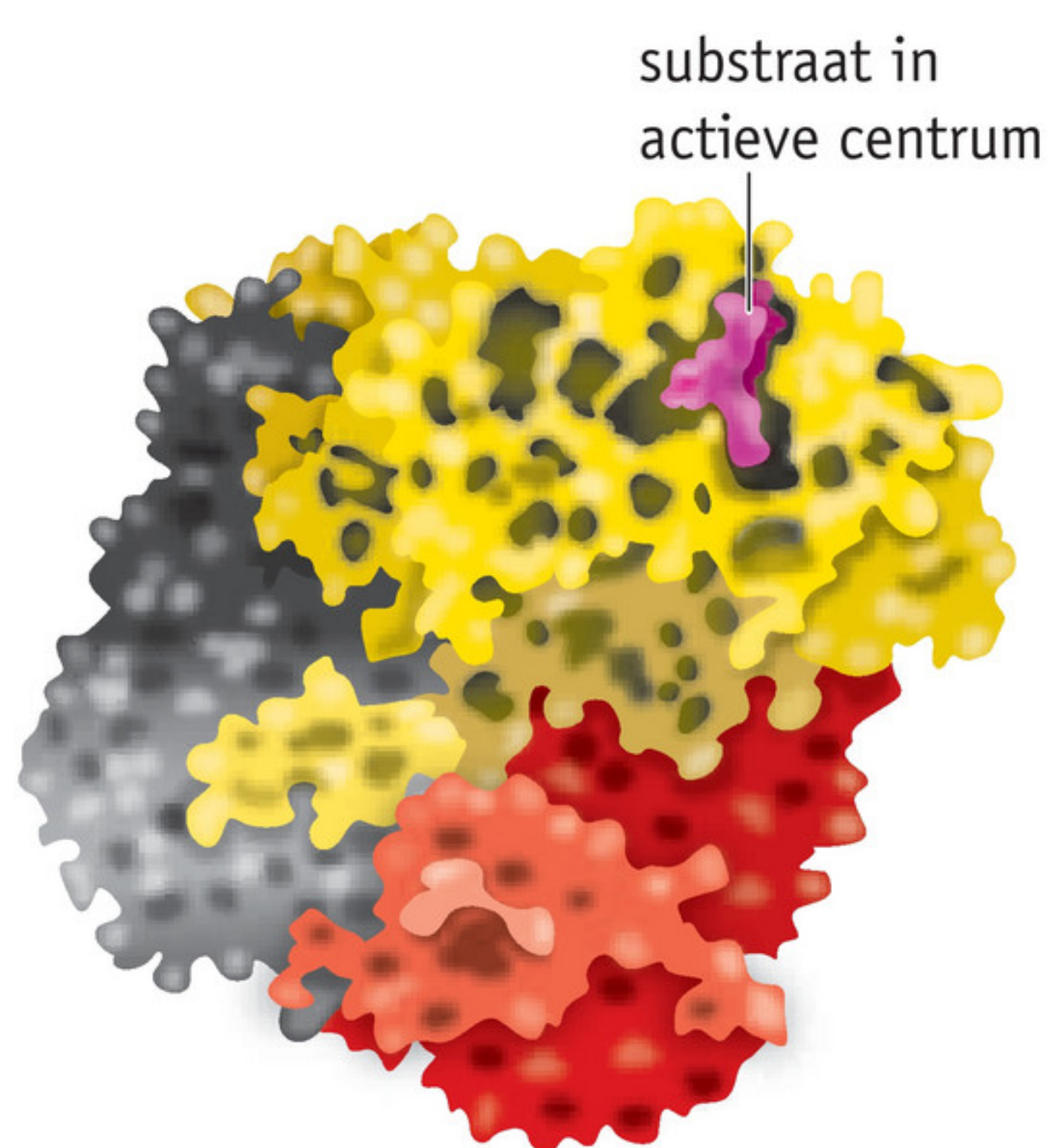
In cellen worden stoffen en energie omgezet. Elke omzetting vereist een eigen stukje gereedschap, een enzym, dat de omzetting vergemakkelijkt.

BOUW EN WERKING

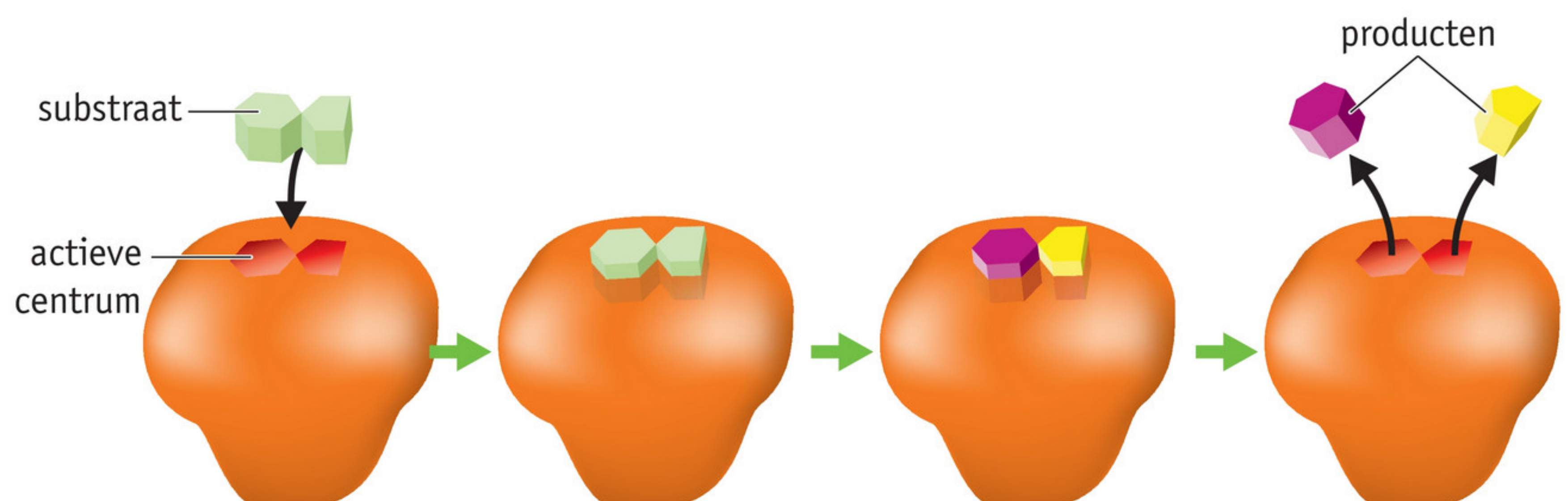
In cellen worden voortdurend stoffen opgebouwd en afgebroken. Deze omzettingen verlopen veelal niet vanzelf of slechts zeer traag. **Enzymen** zijn eiwitten die chemische omzettingsprocessen katalyseren (mogelijk maken of versnellen) zonder zelf te worden verbruikt. Met enzymen kan de cel de stofwisseling sturen. Een enzymmolecuul heeft een ruimtelijke vorm met veel knikken en lussen. Het deel van het molecuul waar de reactie plaatsvindt, heet het **actieve centrum**. Dit deel heeft een specifieke ruimtelijke structuur. De stof waarop een enzym inwerkt, noem je het **substraat**. Het substraatmolecuul past precies in het actieve centrum (zie afbeelding 8). Doordat het substraatmolecuul en het actieve centrum precies op elkaar passen, zijn enzymen **substraatspecifiek**: elk enzym kan slechts inwerken op één stof (of één groep van stoffen) en elke reactie vereist een eigen enzym. Zodra een substraatmolecuul aan het actieve centrum bindt, vindt de reactie plaats. De stof of de stoffen die bij een reactie ontstaan, noem je het **reactieproduct**.

Op het moment van binding van het substraat aan het enzym ontstaat heel even een enzym-substraatcomplex (E-S-complex). In het substraatmolecuul worden bindingen tussen atomen verbroken en komen bindingen tussen andere atomen tot stand. Het substraat wordt omgezet in het product (zie afbeelding 9). Na de reactie laat het ontstane molecuul (of de moleculen) los van het actieve centrum en kan een volgende reactie plaatsvinden. Het enzymmolecuul is na de reactie niet veranderd en kan zich weer binden aan een volgend substraatmolecuul. Eén enzymmolecuul maakt dus vele malen dezelfde reactie mogelijk. Daardoor zijn enzymen al in kleine hoeveelheden werkzaam. Eén molecuul van het enzym urease bijvoorbeeld kan bij kamertemperatuur per seconde tienduizend ureummoleculen omzetten.

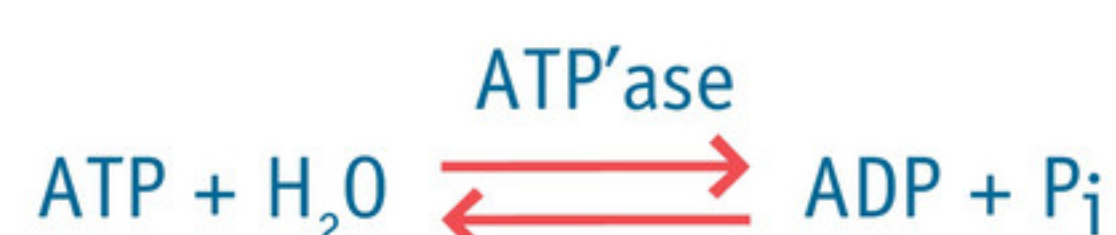
▼ **Afb. 8** Enzymmolecuul met substraat.



► **Afb. 9** De werking van een enzym.



▼ **Afb. 10** Enzymatische evenwichtsreactie met ATP'ase.

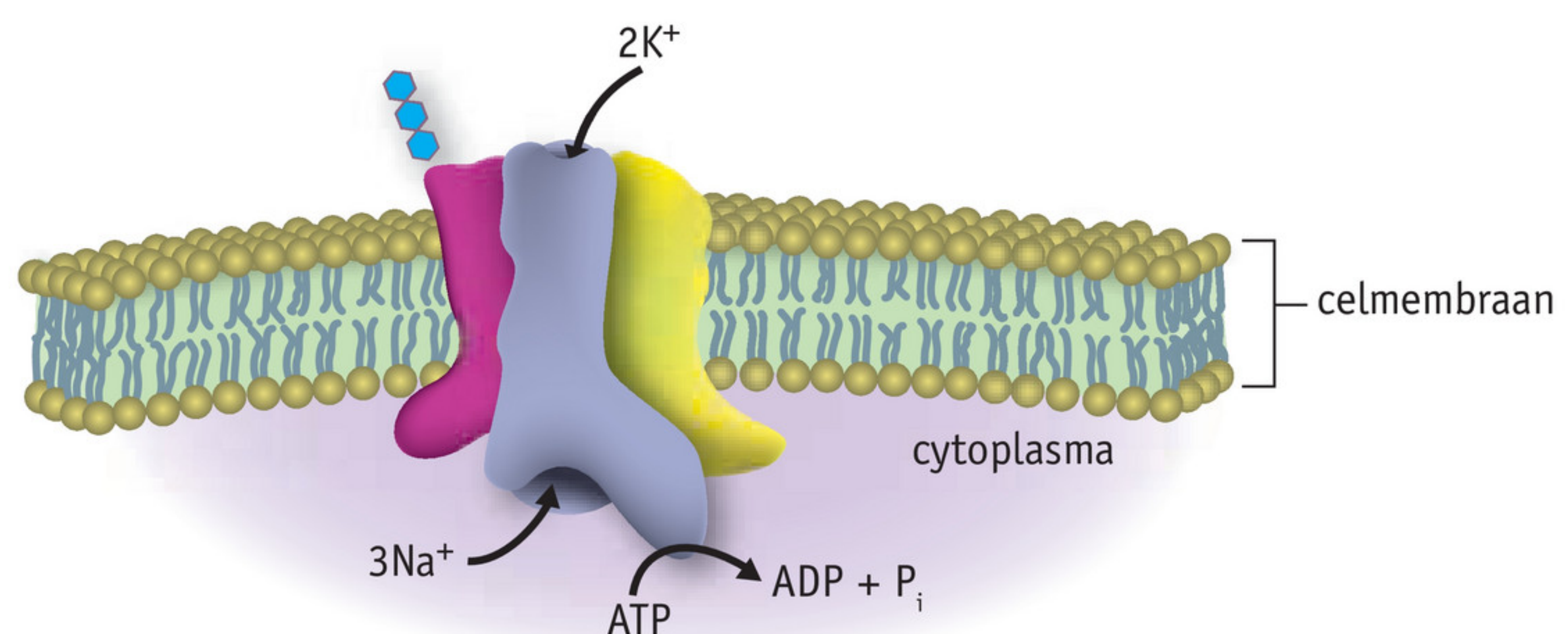


De naam van een enzym is vaak samengesteld uit de naam van het substraat en het achtervoegsel -ase. Het enzym ATP'ase bijvoorbeeld bewerkt het substraat ATP tot de reactieproducten ADP en fosfaat (zie afbeelding 10). Zoals veel enzymatische reacties kan deze reactie in twee richtingen verlopen. In de reactievergelijking wordt dit weergegeven met een dubbele pijl. De naam van het enzym wordt boven de pijl(en) gezet.

Veel enzymen hebben een speciaal ion of molecuul nodig om goed te kunnen werken. Als een enzym voor zijn werking een ander molecuul nodig heeft, wordt dit molecuul **cofactor** genoemd. Het eigenlijke enzymmolecuul wordt dan **apo-enzym** genoemd. Een cofactor kan een organische of een anorganische stof zijn. Als de cofactor een organische stof is, spreekt men meestal van **co-enzym**. Veel vitaminen en ATP zijn co-enzymen.

ATP'asen zijn transporteiwitten in de membranen van cellen of celorganellen (zie afbeelding 11). Ze transporteren actief ionen. Dit ionentransport kan alleen plaatsvinden met behulp van de energie uit de omzetting van ATP in ADP en fosfaat (P_i). Bij de werking van ATP'ase is ATP dus zowel substraat als co-enzym. Als H^+ -ionen via ATP'ase naar buiten stromen, komt juist energie beschikbaar. Deze energie wordt gebruikt voor de synthese van ATP uit ADP + P_i (fosforylering). In deze functie wordt ATP'ase ook wel ATP-synthase genoemd.

► **Afb. 11** Een ATP'ase transporteert natrium- en kaliumionen.



ACTIVERINGSENERGIE

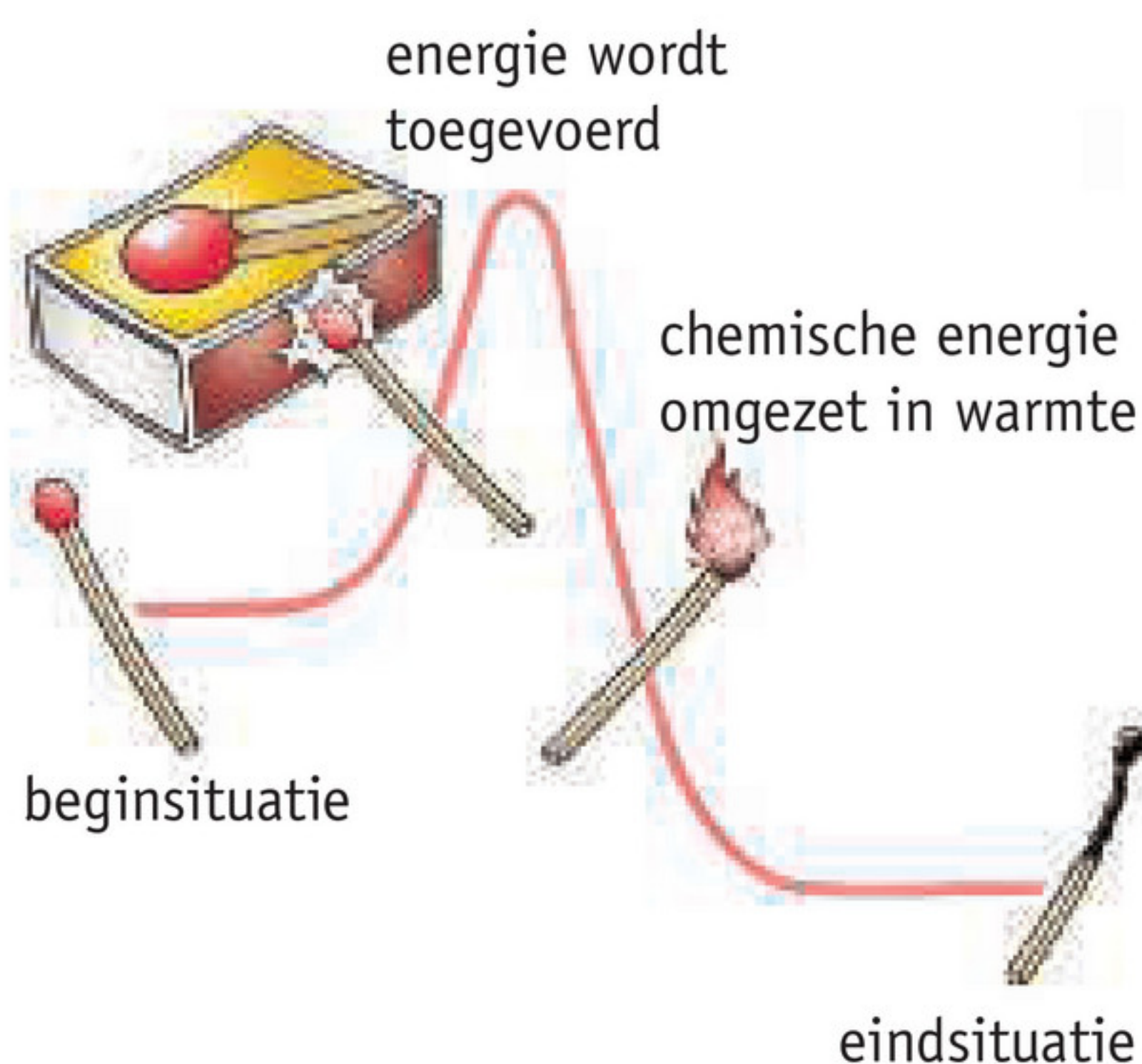
Bij de botsingen tussen moleculen kunnen bindingen tussen atomen worden verbroken en nieuwe worden gevormd. Er vindt dan een chemische reactie plaats. De minimale hoeveelheid energie die nodig is om een reactie op gang te brengen, noem je de **energiedrempel**. Bij een lage temperatuur bewegen moleculen traag. Bij de botsingen komt dan meestal niet genoeg energie vrij om een reactie op gang te brengen.

Een voorbeeld: om de verbrandingsreactie van een luciferkop op gang te brengen, moet de energiedrempel worden overschreden. Door de luciferkop stevig langs de ruwe strip van het doosje te strijken, ontstaat warmte. Hierdoor gaan de moleculen sneller bewegen. De botsingen worden krachtiger. Als de energiedrempel wordt overschreden, komt de luciferkop tot ontbranding (zie afbeelding 12).

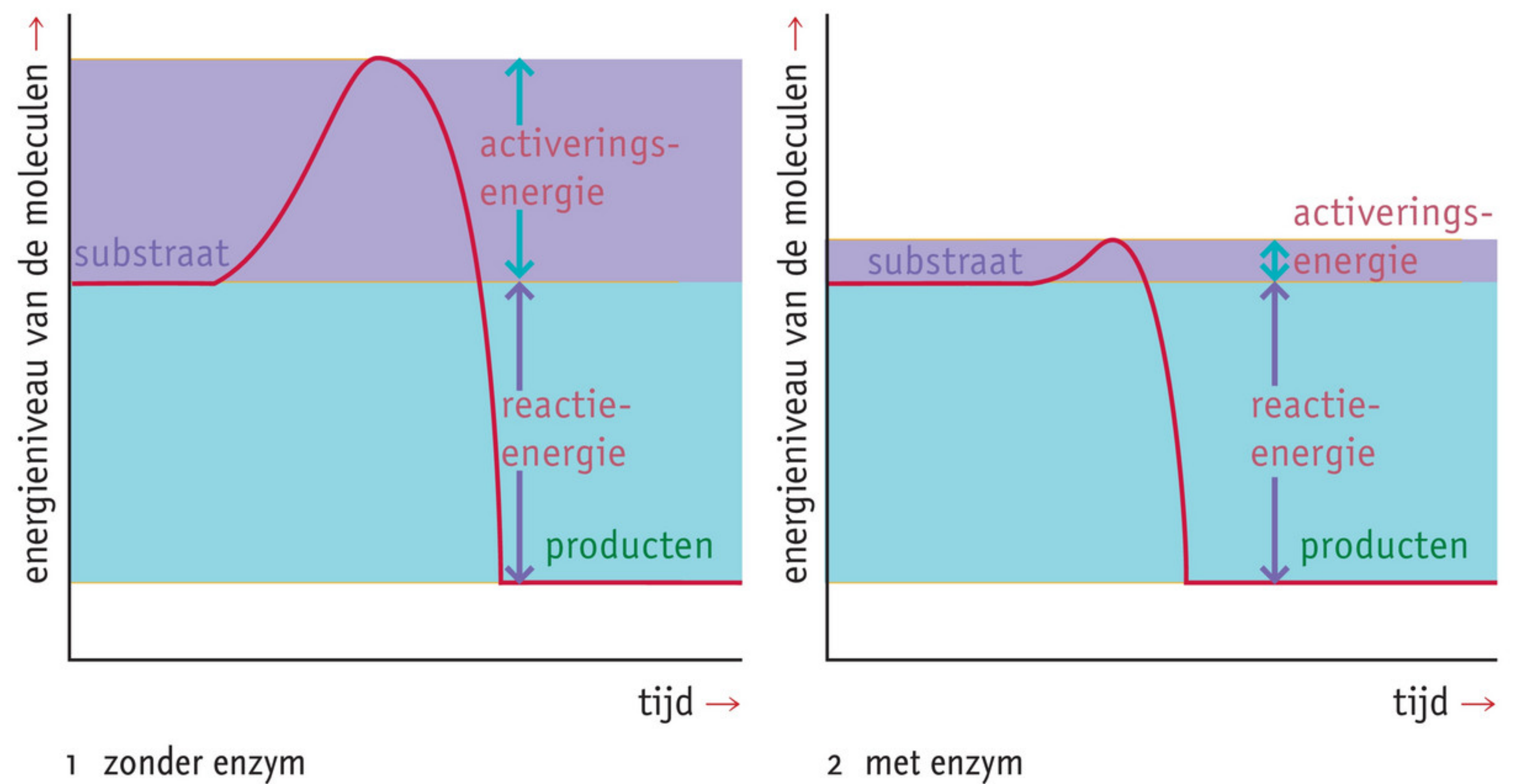
De energie die moet worden toegevoerd om de reactie op gang te brengen, is de **activeringsenergie**. De energie die bij de reactie vrijkomt, is de **reactie-energie**. Bij de luciferkop is de reactie-energie voldoende om de verbrandingsreactie te laten voortduren.

Bij veel stofwisselingsprocessen is de energiedrempel vrij hoog. De temperatuur in de cel is te laag om voldoende activeringsenergie te leveren (zie afbeelding 13.1). Door inwerking van een enzym op een substraat wordt de energiedrempel verlaagd, zodat er minder activeringsenergie nodig is (zie afbeelding 13.2). De reactie kan dan bij de heersende temperatuur in cellen plaatsvinden. In afbeelding 13 bevatten de reactieproducten minder (chemische) energie dan het substraat. Bij de reactie komt dus energie vrij. De werking van het enzym is niet van invloed op de hoeveelheid vrijkomende reactie-energie.

▼ **Afb. 12** Activeringsenergie en reactie-energie.



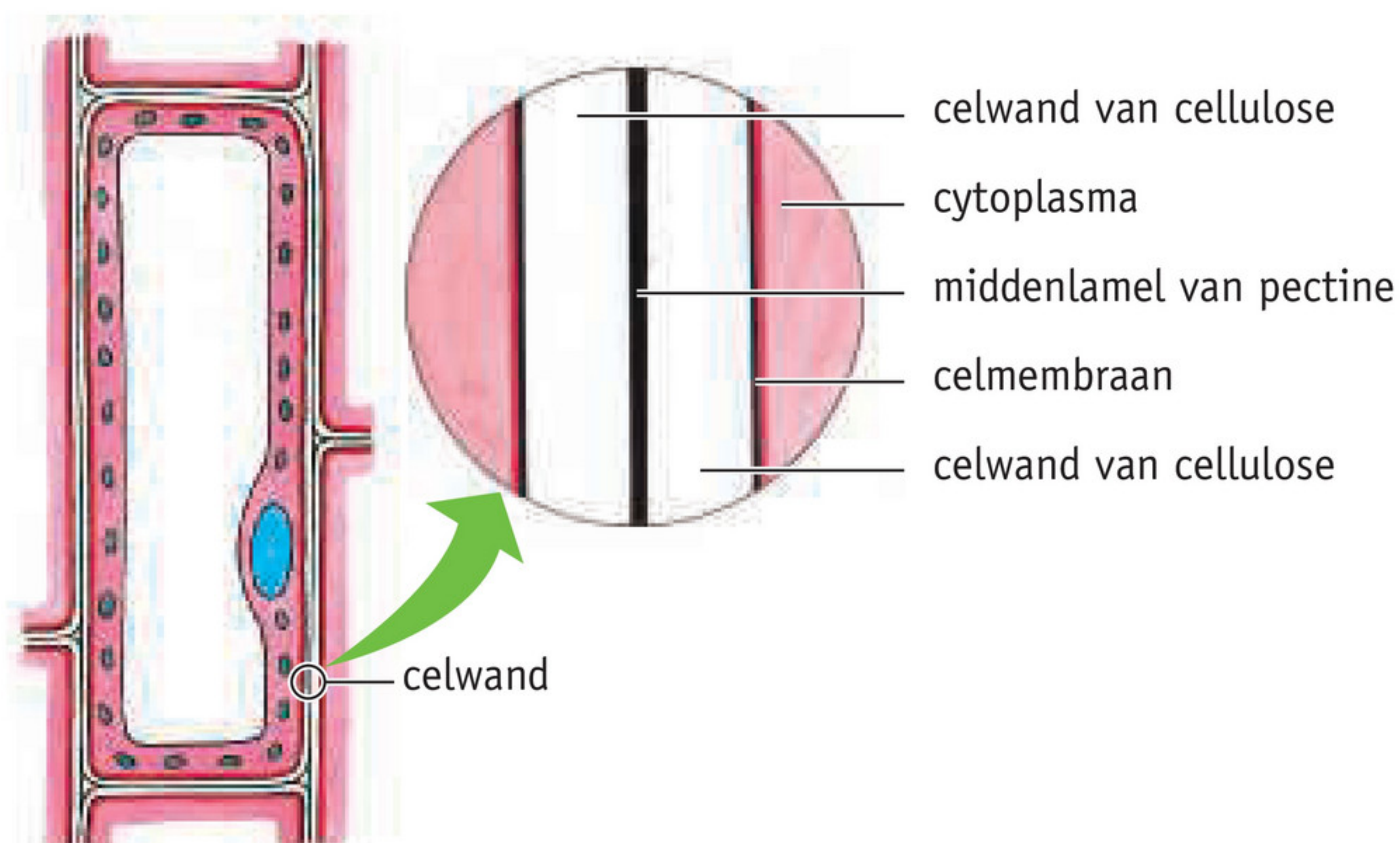
- **Afb. 13** Een enzym verlaagt de activeringsenergie.



opdrachten

- 10 a** Een enzym is substraatspecifiek. In dit verband geldt het sleutel-slotprincipe.
Wat wordt hiermee bedoeld?
- b** Waarop berust de katalytische werking van een enzym?
- c** Leg uit waardoor in een cel een kleine hoeveelheid van een bepaald enzym voldoet.
- 11** Bij het actief transport van ionen heeft ATP'ase de energie nodig die beschikbaar komt bij de dissimilatie van het substraat ATP.
- a** Welke rol heeft ATP in de samenwerking met ATP'ase?
- b** Welke rol heeft ATP'ase in de samenwerking met ATP?
- c** Leg uit dat ATP-synthase de potentiële energie van waterstofionen omzet in de chemische energie van ATP.
- 12** Een onderzoeker doet in een reageerbuis een sacharoseoplossing (suikerwater) en een sacharaseoplossing. Na enige tijd onderzoekt hij welke stoffen zich in de reageerbuis bevinden.
Welk eiwit treft hij aan?
- 13** Bij de productie van vruchtensappen worden de enzymen pectinase en cellulase gebruikt.
Wat is de functie van deze enzymen bij de productie van vruchtensap (zie afbeelding 14)?

- **Afb. 14** Plantaardige cel met celwand.



14 Enzymen worden ook wel biokatalysatoren genoemd.

a Leg dat uit.

b Door tekorten aan vitaminen in het voedsel kunnen gebreksziekten ontstaan.

Leg uit dat gebreksziekten ontstaan door stoornissen in de stofwisseling in de cellen.

ENZYMACTIVITEIT

De mate waarin een enzym een reactie versnelt, is de **enzymactiviteit**. De enzymactiviteit kan worden bepaald door te meten hoeveel substraat per tijdseenheid wordt omgezet. De enzymactiviteit wordt beïnvloed door de temperatuur, de zuurgraad, de concentratie van de deelnemende stoffen en door bindingen van enzymen met stoffen die de activiteit kunnen verhogen of remmen.

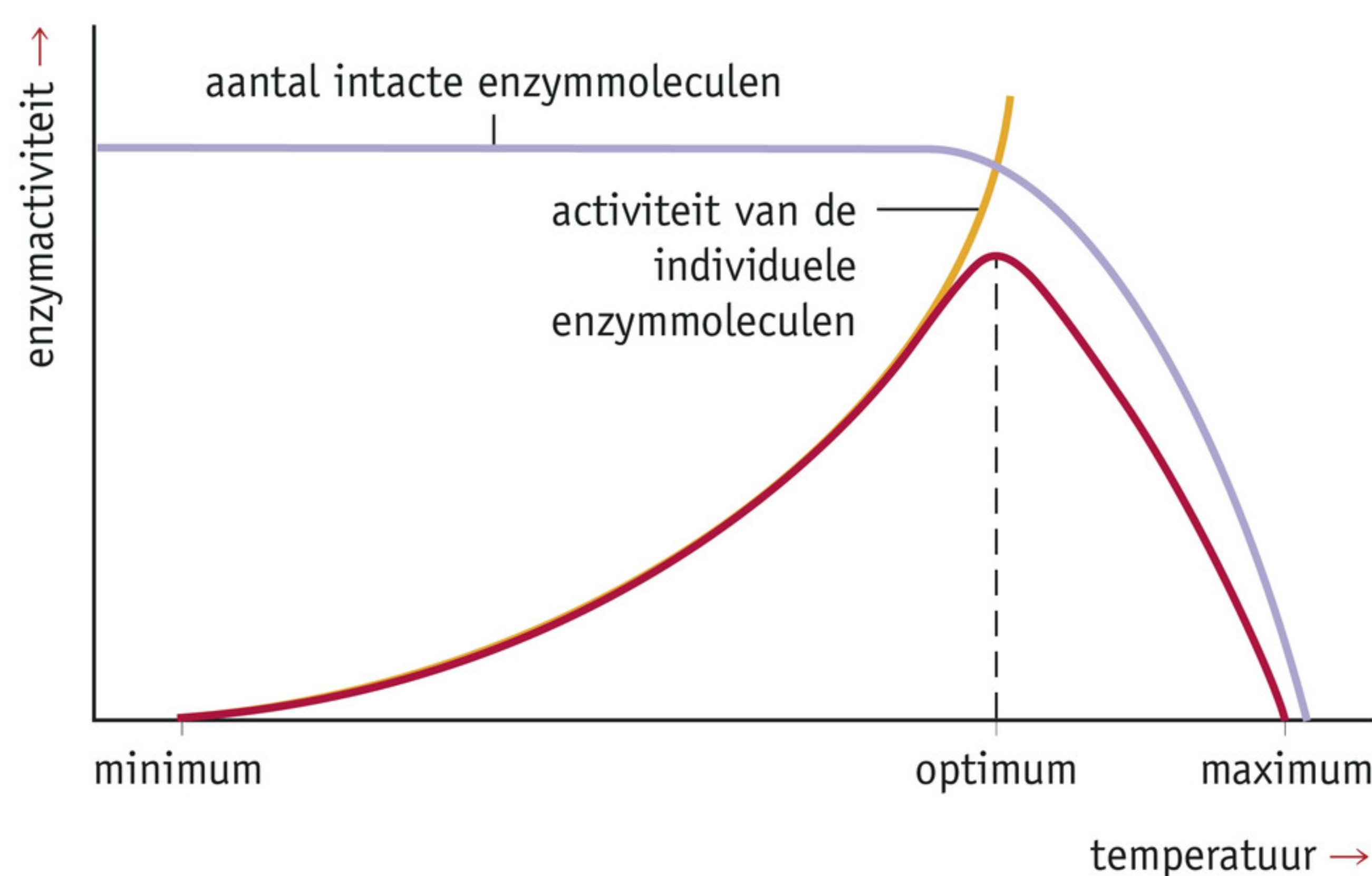
INVLOED VAN DE TEMPERATUUR

In afbeelding 15 is het verband tussen de temperatuur en de enzymactiviteit weergegeven. Onder de minimumtemperatuur is er geen enzymactiviteit, doordat de beweging van de moleculen te traag is voor de vorming van enzym-substraatcomplexen (E-S-complexen).

Bij stijging van de temperatuur neemt de enzymactiviteit aanvankelijk toe, doordat bindingen tussen enzymmoleculen en substraatmoleculen gemakkelijker tot stand komen. Bij verdere verhoging van de temperatuur neemt het aantal intacte enzymmoleculen af. De moleculen bewegen zó heftig dat de ruimtelijke structuur van de enzymmoleculen verandert. Daardoor past het substraat niet meer in het actieve centrum. Boven de maximumtemperatuur hebben alle enzymmoleculen hun specifieke ruimtelijke structuur verloren. Dit proces heet **denaturatie** en is irreversibel (onomkeerbaar): de enzymmoleculen kunnen na afkoeling niet meer hun oorspronkelijke vorm aannemen. Bij warmbloedige dieren verliezen de meeste enzymen boven 40 °C hun werkzaamheid.

Het verband tussen de temperatuur en de enzymactiviteit is een optimumkromme. De temperatuur waarop het enzym actief wordt, is het minimum. Het optimum is de temperatuur waarbij de enzymactiviteit het grootst is. Het maximum is de temperatuur waarbij geen enzymactiviteit meer meetbaar is.

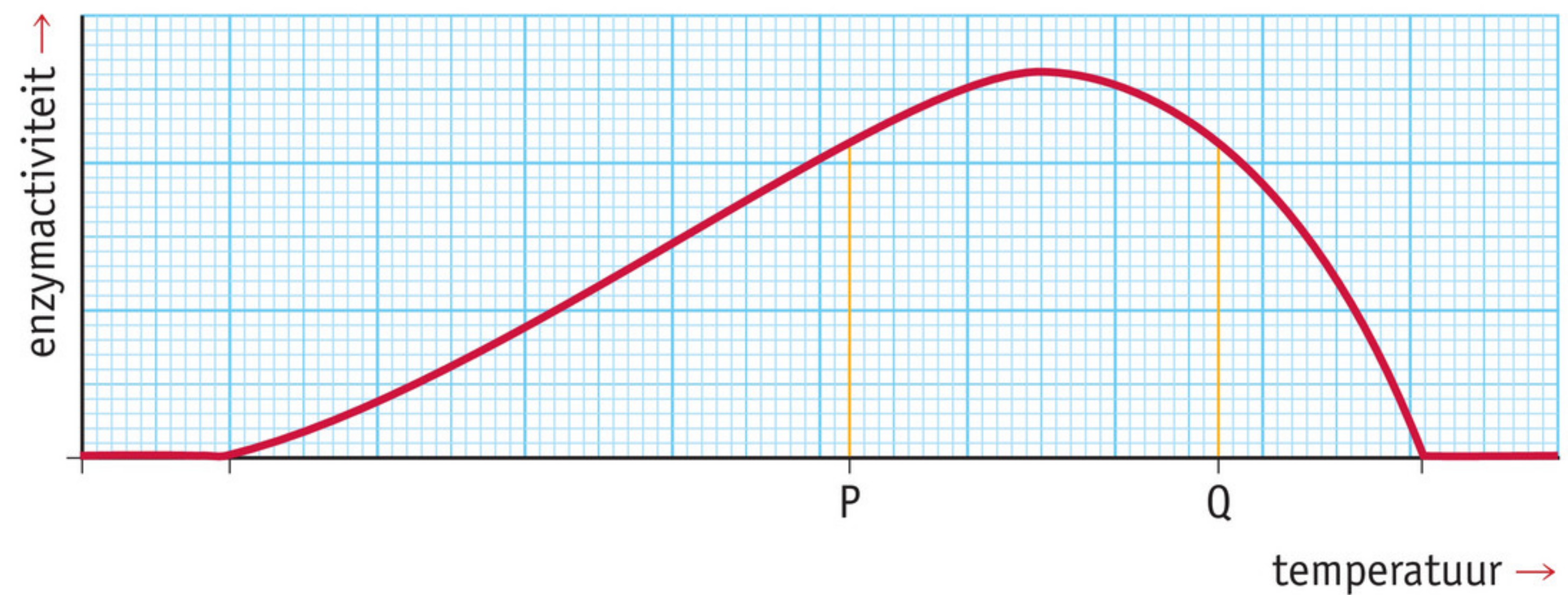
► **Afb. 15** Het verband tussen de temperatuur en de enzymactiviteit.



opdrachten

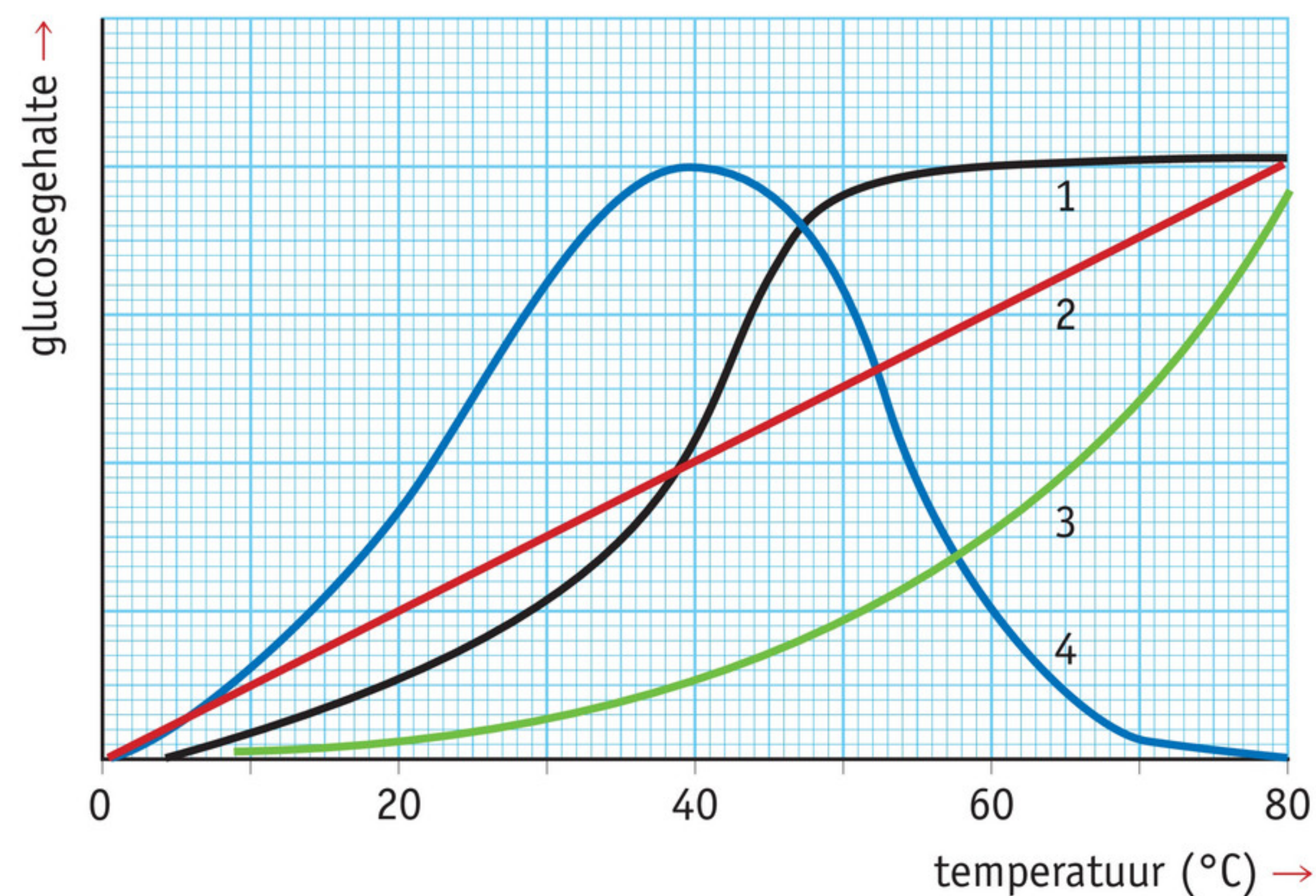
- 15 In afbeelding 16 is de optimumkromme van een bepaald enzym voor de temperatuur weergegeven.
- a Bij temperatuur P wordt per tijdseenheid evenveel reactieproduct gevormd als bij temperatuur Q.
Bij welke van deze temperaturen zet een intact enzymmolecuul per minuut de grootste hoeveelheid substraat om? Leg je antwoord uit.
- b Iemand wil een hoeveelheid van dit enzym bewaren. Ze beschikt over een ruimte met temperatuur P, een ruimte met temperatuur Q en een ruimte met de voor dit enzym optimale temperatuur.
In welke van deze drie ruimten kan ze het enzym het best bewaren om zo veel mogelijk intacte enzymmoleculen over te houden? Leg je antwoord uit.

► **Afb. 16** De enzymactiviteit uitgezet tegen de temperatuur.

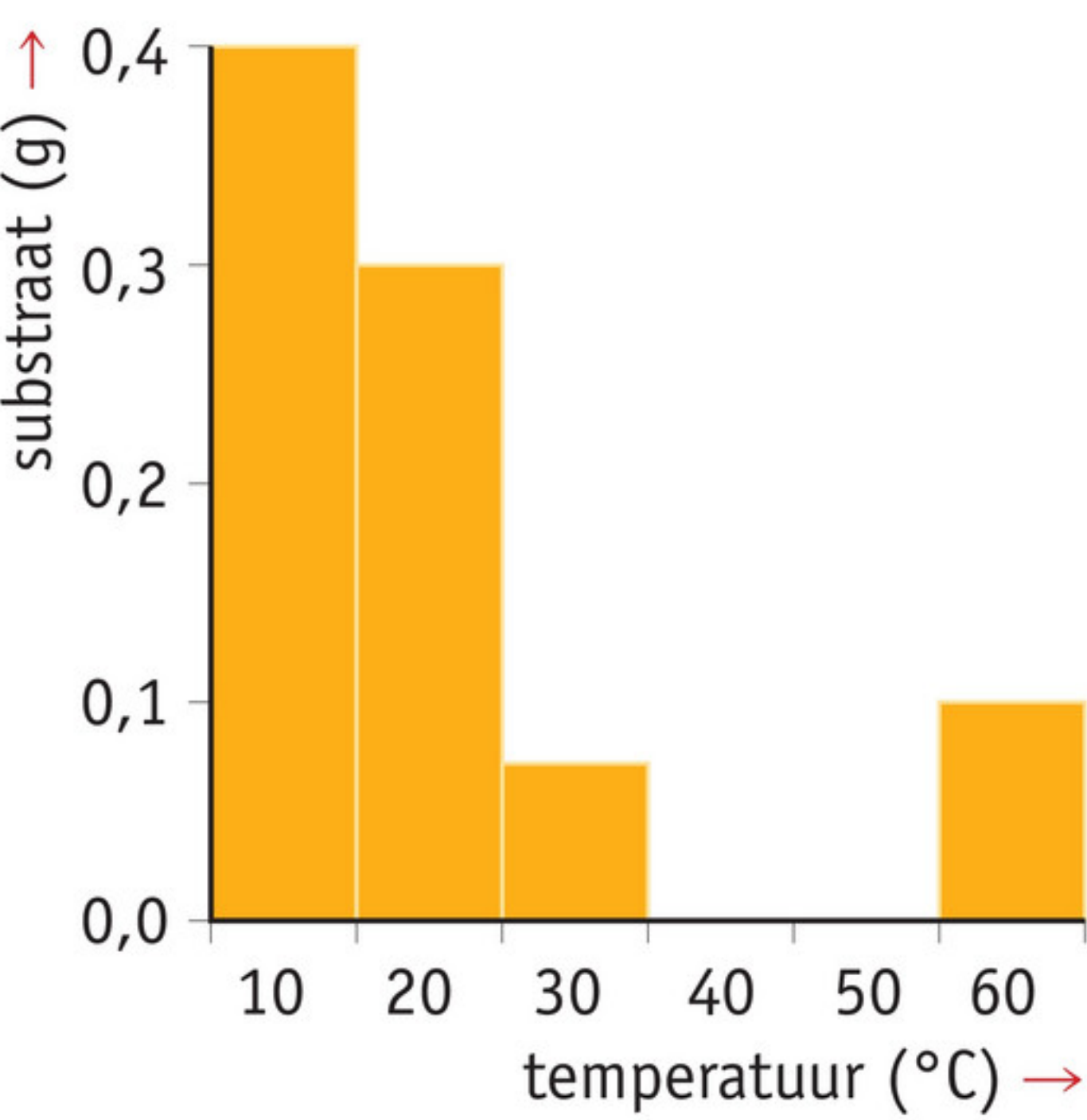


- 16 Aan een reageerbuis gevuld met een maltoseoplossing van 0 °C wordt maltase toegevoegd dat afkomstig is van een zoogdier. Onder invloed van maltase wordt maltose omgezet in glucose. De inhoud van de reageerbuis wordt al roerend langzaam verwarmd tot 80 °C.
Welke grafiek in afbeelding 17 op de volgende bladzijde kan aangeven hoe het glucosegehalte in de buis verandert? Leg je antwoord uit.

► **Afb. 17** Glucosegehalte.



▼ Afb. 18 Hoeveelheid substraat.



- 17 Enzym E zet substraat S om in product P. Een oplossing van enzym E wordt in gelijke hoeveelheden over zes reageerbuizen verdeeld. Elke buis wordt daarna op een bepaalde temperatuur gebracht en gehouden, waarna aan elke buis 0,4 g substraat S wordt toegevoegd. Een halfuur later wordt gemeten hoeveel substraat er nog in elk van de buizen over is (zie afbeelding 18).
Uit het diagram kan niet worden afgeleid of de hoeveelheid substraat die door een bepaalde hoeveelheid van het enzym E per minuut wordt omgezet bij 40 °C even groot is als bij 50 °C.
Op welke manier kan dit wel worden onderzocht?

18 Biologische wasmiddelen bevatten enzymen.

a Leg uit waarom bij het gebruik van deze wasmiddelen de temperatuur niet te hoog mag zijn.

b Waardoor kan een kikker’s winters buiten niet actief zijn en een merel wel?

c Waarom is koorts boven 40 °C zo gevaarlijk voor mensen?

19 In afbeelding 19 zie je een onderzoek naar de werking van katalase bij verschillende temperaturen.

a Welke conclusie kun je trekken uit dit onderzoek?

b Is het onderzoek voldoende betrouwbaar om deze conclusie te trekken? Leg je antwoord uit.

c Hoe kunnen meetresultaten betrouwbaarder worden gemaakt?

d Welke aanpassing kun je doen om dit onderzoek (meer) valide te maken?

▼ Afb. 19

ONDERZOEK		DE INVLOED VAN DE TEMPERATUUR OP DE WERKING VAN KATALASE
Inleiding	Katalase is een enzym dat waterstofperoxide omzet in water en zuurstofgas. Het komt voor in alle levende dierlijke en plantaardige cellen.	
Onderzoeksvraag	Wat is de invloed van de temperatuur op de werking van katalase?	
Hypothese	Katalase werkt het best bij lichaamstemperatuur (37 °C).	
Experiment	– Zes reageerbuizen worden genummerd van 1 tot en met 6. In buis 1 tot en met 3 worden drie stukjes aardappel gedaan. In buis 4 tot en met 6 wordt 5 mL waterstofperoxideoplossing gedaan. – Buis 1 en 4 worden in het bekerglas met smeltende ijsblokjes gezet, buis 2 en 5 in een waterbad van 37 °C en buis 3 en 6 in een waterbad van 70 °C. Alle buizen blijven vijf minuten staan. – Na vijf minuten wordt het waterstofperoxide bij de stukjes aardappel gegoten. Daarna blijven de buizen weer vijf minuten staan bij de verschillende temperaturen. – De hoogte van het gevormde schuim in de reageerbuizen wordt gemeten.	
Resultaat	In buis 2 ontstaat het meeste schuim.	
Conclusie		

INVLOED VAN DE PH

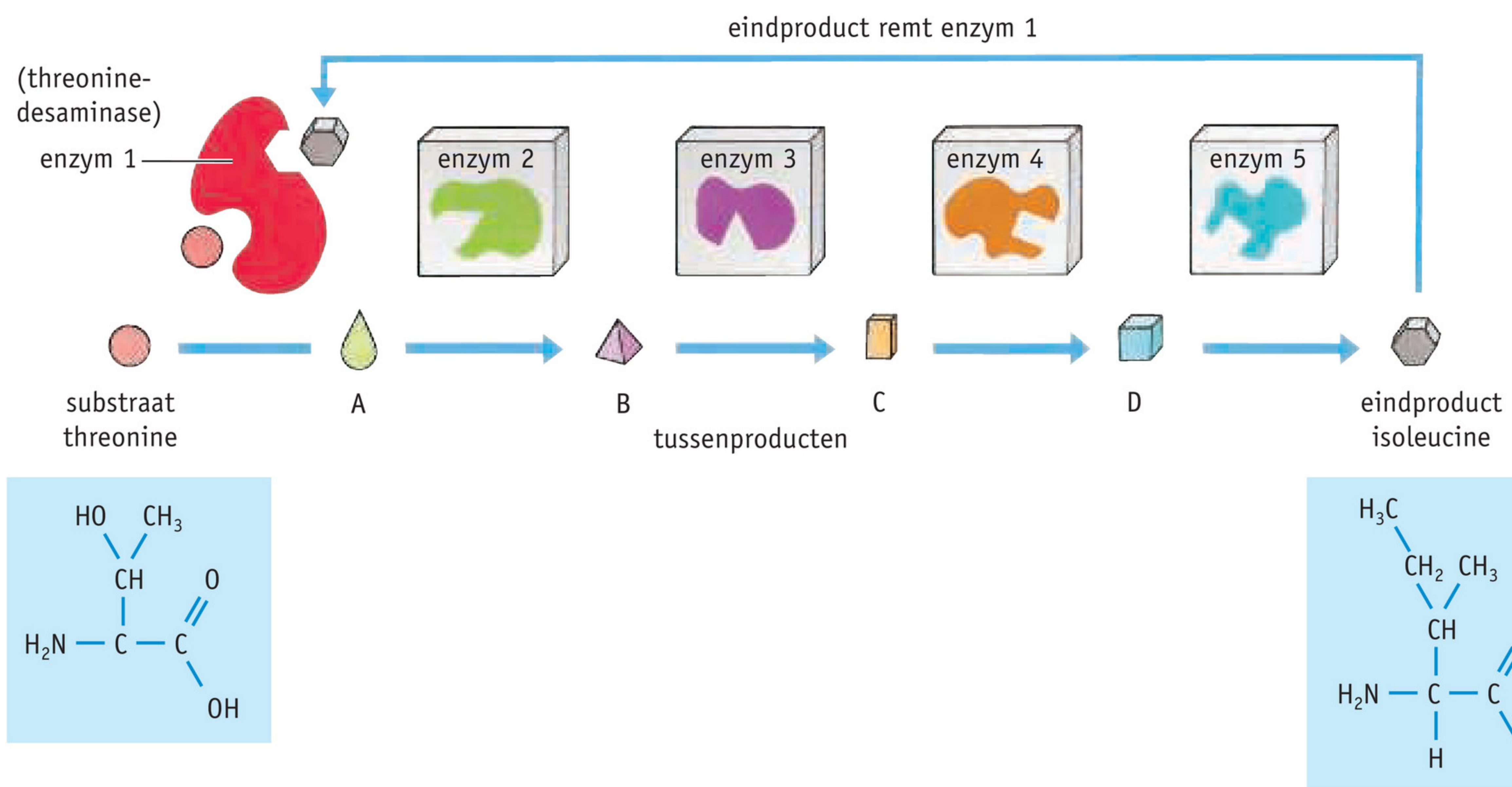
Een oplossing die veel H⁺-ionen bevat, is zuur. De pH (zuurgraad) is dan lager dan 7. Een oplossing die heel weinig H⁺-ionen bevat, is basisch. De pH is dan hoger dan 7. De activiteit van een enzym is afhankelijk van de pH van de oplossing waarin de omzetting plaatsvindt. De ruimtelijke structuur van een enzymmolecuul blijft intact bij een bepaalde zuurgraad: het optimum. Verhoging of verlaging van de pH heeft tot gevolg dat bij steeds meer enzymmoleculen het actieve centrum verandert, waardoor het enzym zijn werking verliest. Deze verandering is reversibel (omkeerbaar): bij de optimale pH krijgt het enzym de passende structuur weer terug.

REGULERING VAN DE STOFWISSELING

Het functioneren van enzymen kan worden beïnvloed door stoffen waarvan de moleculen bindingen aangaan met de enzymmoleculen. Door deze bindingen veranderen de ruimtelijke structuur en de chemische eigenschappen van de enzymmoleculen. Het gevolg hiervan kan zijn dat de enzymactiviteit wordt verhoogd of verlaagd. Bij verhoging van de enzymactiviteit wordt de stof een **activator** genoemd. Sommige hormonen en geneesmiddelen werken als activator. E-S-complexen worden sneller gevormd. Stoffen die de enzymactiviteit verlagen, worden **remstoffen** genoemd. Zware metalen als lood en cadmium zijn giftig door hun werking als remstof. Er wordt geen E-S-complex meer gevormd.

Enzymatische reacties maken meestal deel uit van **reactieketen**s. Een reactieketen is een reeks van opeenvolgende stofwisselingsreacties die leidt tot een eindproduct. Het eindproduct kan functioneren als remstof op een enzym in de reactieketen. Als voorbeeld is in afbeelding 20 weergegeven hoe in cellen het aminozuur threonine kan worden omgezet in het aminozuur isoleucine. Deze omzetting vindt plaats via een keten van reacties, waarbij vijf enzymen zijn betrokken. Enzym 1 zet threonine om in tussenproduct A. De activiteit van enzym 1 wordt geremd door het eindproduct van de reactieketen (isoleucine). Hierdoor ontstaat een evenwicht tussen de concentraties threonine en isoleucine in een cel.

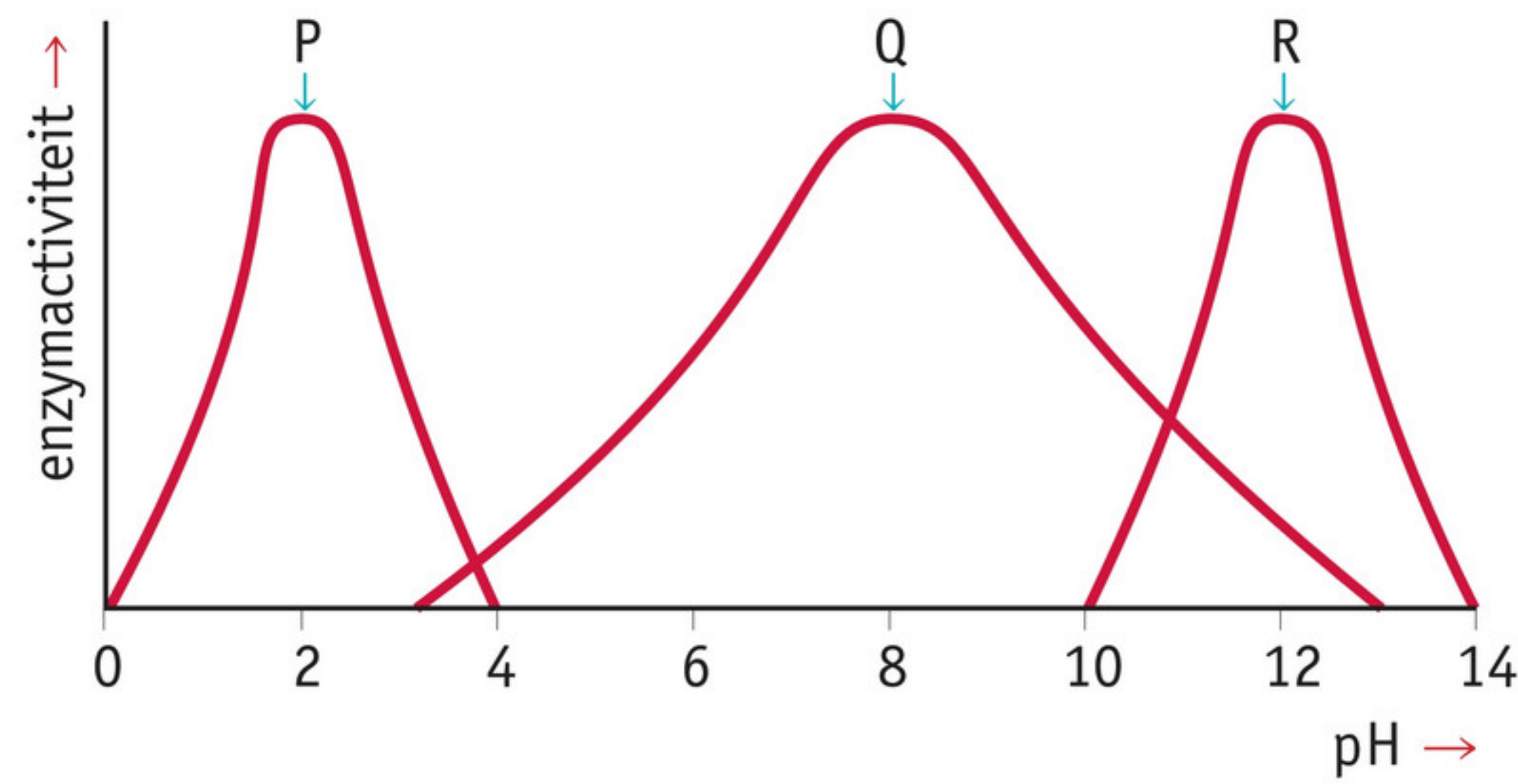
▼ **Afb. 20** Reactieketen bij de vorming van isoleucine.



opdrachten

- 20** In afbeelding 21 is het verband tussen de pH en de enzymactiviteit van drie verschillende enzymen weergegeven.
- Wat is de maximum-pH van enzym Q?
 - De zuurgraad van de omgeving daalt tot pH 5 en stijgt daarna weer tot pH 2. Is enzym P dan nog werkzaam? Leg je antwoord uit.

- **Afb. 21** Het verband tussen de pH en de activiteit van enzym P, Q en R.



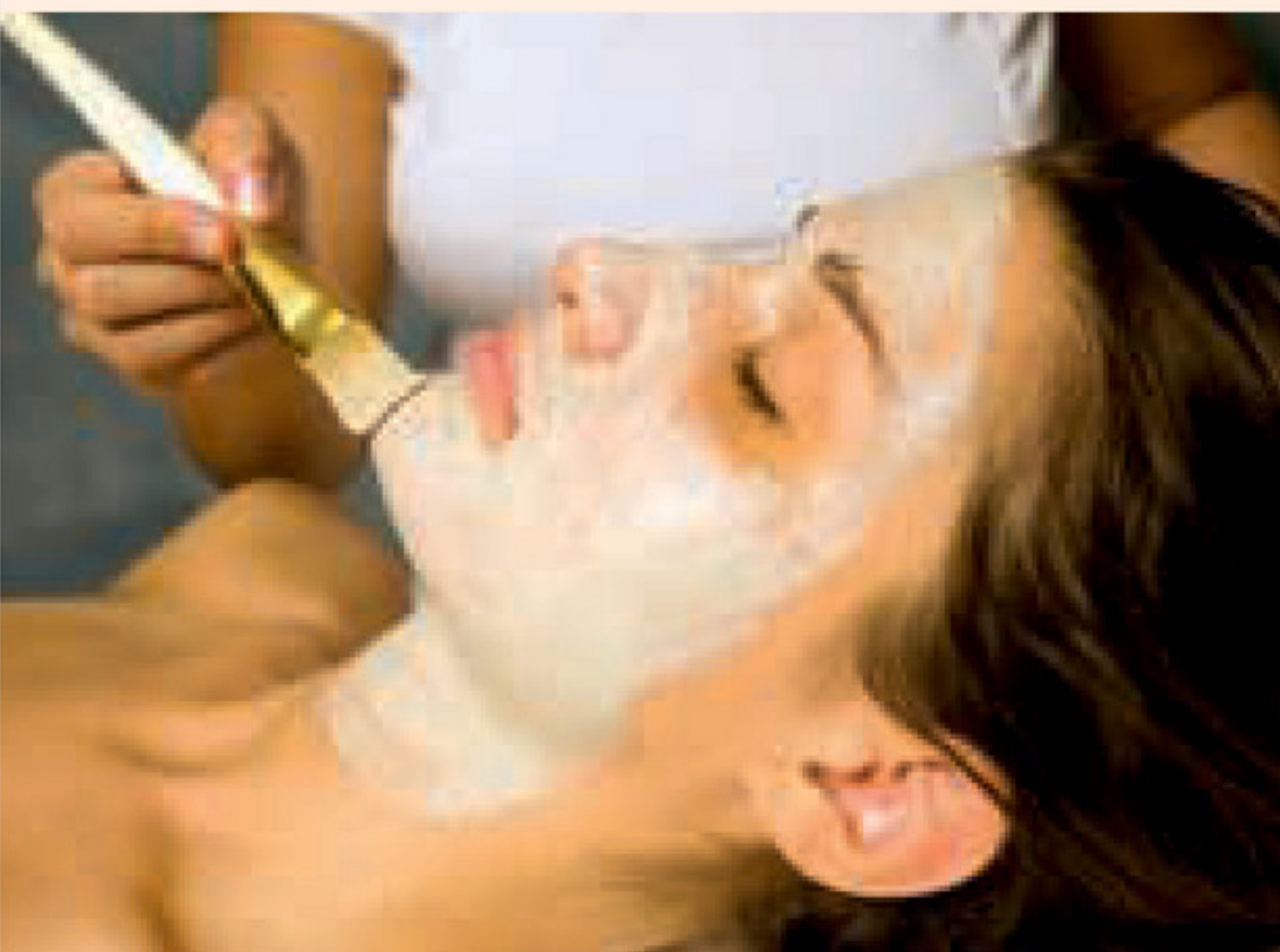
- 21 a Waarp berust de werking van remstoffen bij een enzym?
 b Is er bij de vorming van isoleucine sprake van positieve of negatieve terugkoppeling? Licht je antwoord toe (zie afbeelding 20).
 c Wat is het gevolg voor de threonineconcentratie in een cel als op een bepaald moment alle isoleucine uit deze cel wordt verwijderd?
 d Kan er bij positieve terugkoppeling sprake zijn van een evenwichtsreactie? Leg je antwoord uit.

CONTEXT

Leefwereld

Helende honing

- ▼ **Afb. 22** Gezichtsmasker met honing.



Honing is het ingedikte mengsel van plantennectar en verteringssappen van de honingbij. Honing stimuleert het immuunsysteem en is werkzaam tegen infecties bij brandwonden. Sommige mensen gebruiken het als gezichtsmasker (zie afbeelding 22).

Honing heeft een remmend effect op de groei van wel zestig soorten bacteriën. Honing van de manukaboom (*Leptospermum scoparium*) blijkt zelfs remmend te werken op methicillineresistente *Staphylococcus aureus* (de bekende, gevaarlijke MRSA-bacterie). De antibacteriële eigenschappen van honing worden toegeschreven aan de hoge osmolariteit, de lage pH en vooral het gehalte aan waterstofperoxide. Dit wordt bepaald door de verhouding tussen het enzym glucoseoxidase, dat de bij uitscheidt, en katalase, afkomstig van plantenstufmeel. Glucoseoxidase zet glucose om in gluconzuur en waterstofperoxide. Het gluconzuur creëert een zuur milieu en het waterstofperoxide werkt desinfecterend, waardoor de honing en ook de bijenkast bacterie- en schimmelvrij blijven.

opdrachten

- 22 a Waarp berust de hoge osmolariteit van honing?
 b Verklaar de antibacteriële werking van de hoge osmolariteit van de honing.
 c Verklaar de brede werking van medicinale honing tegen verschillende bacteriesoorten.
- 23 Verhitting en katalase gaan de peroxide-activiteit van honing tegen.
 a Leg dat uit.
 b Waardoor is de werking van natuurlijke honing onvoorspelbaar?

Leerdoel

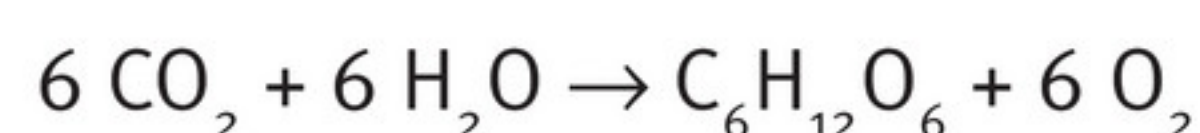
- Je kunt de fotosynthese en de chemosynthese beschrijven.

3 Koolstofassimilatie

Planten hebben een soort zonnepaneeltjes om zonne-energie vast te leggen in suikermoleculen. Behalve suikers maken planten allerlei stoffen die voor ons als voedsel kunnen dienen. Wij lopen dus eigenlijk op zonne-energie.

FOTOSYNTHESE

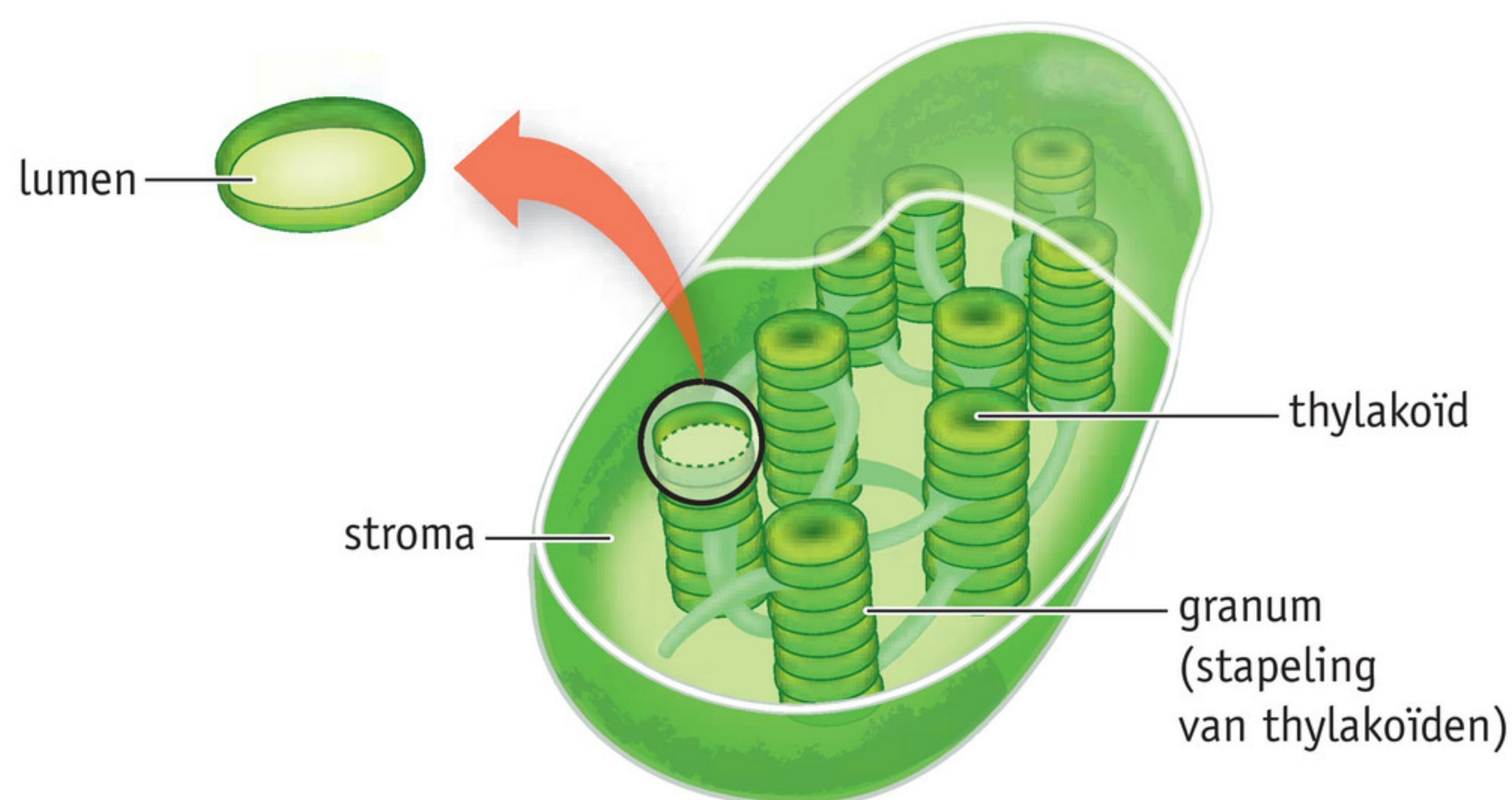
Met behulp van de energie uit licht kunnen planten glucose maken. **Fotosynthese** is een voorbeeld van koolstofassimilatie: koolstofdioxide en water worden omgezet in glucose en zuurstof. De reactievergelijking voor de fotosynthese is:



Planten, algen en cyanobacteriën bevatten het pigment **chlorofyl** (bladgroen). Chlorofyl kan energie uit licht absorberen. Bij planten bevindt het chlorofyl zich in membranen in de **chloroplasten** (bladgroenkorrels). Deze membranen liggen gerangschikt als stapels munten: de **thylakoïden** (zie afbeelding 23). Het binnenste van een thylakoïd heet het lumen. Rondom de thylakoïden bevindt zich het stroma (een dikke vloeistof).

► PRACTICUMOPDRACHT 4

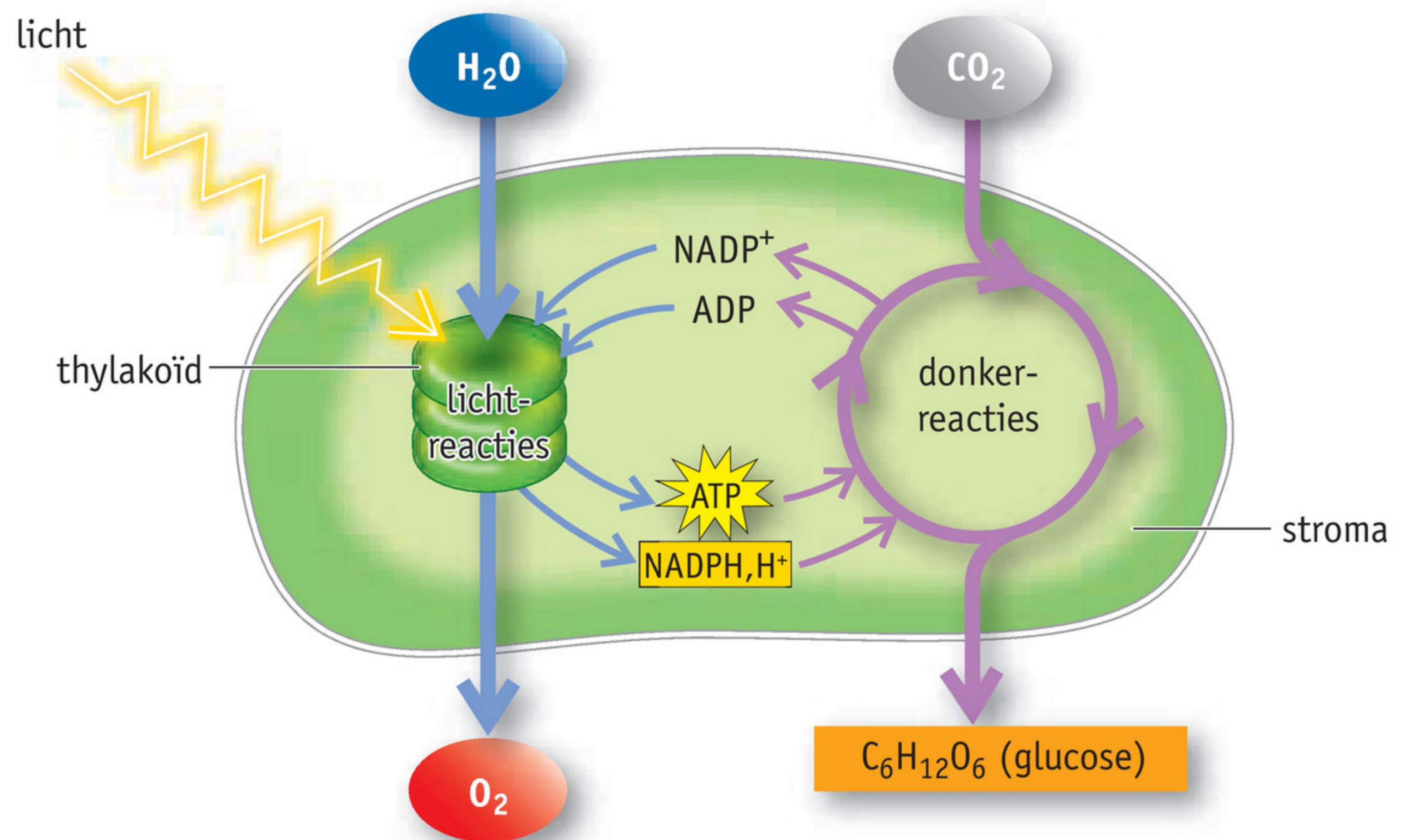
► **Afb. 23** Een chloroplast met thylakoïden.

**TWEE REACTIEKETENS**

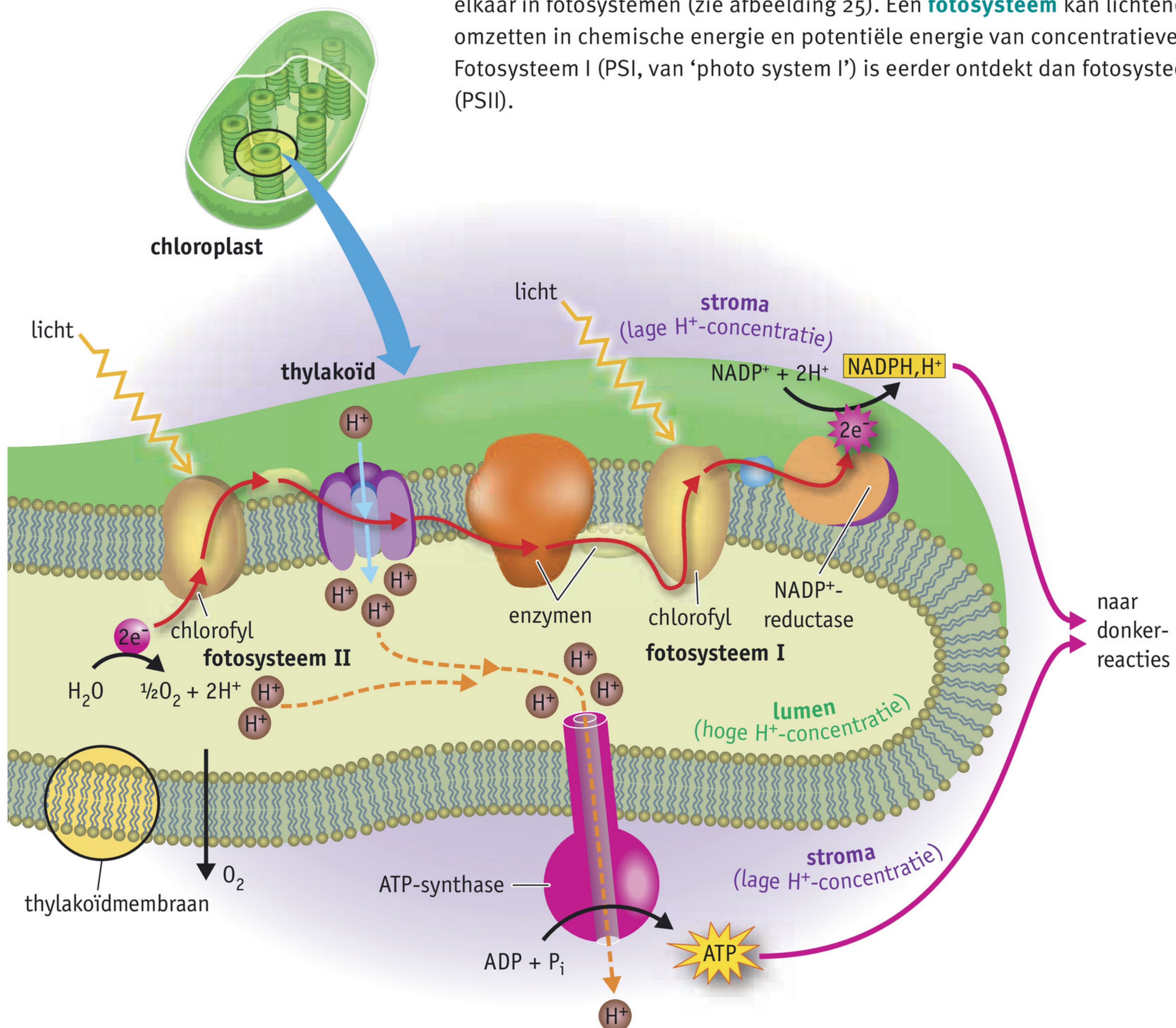
Bij de fotosynthese wordt stralingsenergie omgezet in de chemische energie van glucose. De fotosynthese bestaat uit twee samenhangende reactieketens (zie afbeelding 24). De fotosynthese begint met de reactieketen waarvoor licht nodig is: de **lichtreacties**. Deze vinden plaats op de membranen van de thylakoïden. Bij de andere reactieketen, de **donkerreacties**, is geen licht nodig. De donkerreacties vinden plaats in het stroma van de chloroplast.

In de lichtreacties wordt de energie van het geabsorbeerde licht gebruikt voor de splitsing van water (H_2O) in zuurstof en waterstofionen en het energierijk maken van elektronen. De energierijke elektronen en de waterstofionen worden naar de donkerreacties getransporteerd door de transportmoleculen ATP en NADPH, H^+ . In de donkerreacties worden de energie en de waterstofionen gebruikt bij de vorming van glucose. Koolstofdioxide fungeert daarbij als koolstofbron. De donkerreacties vinden direct aansluitend op de lichtreacties plaats.

► **Afb. 24** Schema van de lichtreacties en de donkerreacties in een chloroplast.



▼ **Afb. 25** Fotosysteem I en II in het thylakoïdmembraan (lichtreacties).



LICHTREACTIES

In de membranen van de thylakoïden liggen twee typen chlorofyl en een elektronentransportketen met elektronenacceptoren en enzymmoleculen bij elkaar in fotosystemen (zie afbeelding 25). Een **fotosysteem** kan lichtenergie omzetten in chemische energie en potentiële energie van concentratieverschillen. Fotosysteem I (PSI, van 'photo system I') is eerder ontdekt dan fotosysteem II (PSII).

De lichtreacties beginnen in PSII met de splitsing van water. Daarbij ontstaan waterstofionen (H^+), zuurstof (O_2) en elektronen (e^-). De waterstofionen komen in het lumen terecht. De zuurstof diffundeert naar het stroma en wordt uitgescheiden via huidmondjes of gebruikt bij de verbranding in de mitochondriën. De elektronen worden energierijk gemaakt met behulp van lichtenergie. Enzymen in de elektronentransportketen gebruiken de energie van de elektronen om extra waterstofionen vanuit het stroma naar het lumen te transporteren. Daarna worden de elektronen via de elektronentransportketen doorgegeven naar PSI.

In PSI worden de elektronen met behulp van lichtenergie opnieuw energierijk gemaakt. Deze energierijke elektronen worden afgestaan aan het transportmolecuul $NADP^+$ in het stroma van de chloroplast. Eén molecuul $NADP^+$ neemt twee energierijke elektronen op (van het enzym NADP-reductase) en twee waterstofionen (uit het stroma). Daarbij wordt $NADPH, H^+$ gevormd: $NADP^+ + 2H^+ + 2e^- \rightarrow NADPH, H^+$ (het tweede waterstofion is minder sterk gebonden aan $NADP^+$). $NADPH, H^+$ transporteert de elektronen en waterstofionen naar de donkerreacties.

Door de lichtreacties ontstaat in het lumen een ophoping van waterstofionen. De terugstroom van waterstofionen van lumen naar stroma wordt door het enzym ATP-synthase benut als energiebron voor de vorming van energierijk ATP. De vorming van ATP met behulp van lichtenergie wordt **fotofosforylering** genoemd. De energie van ATP is nodig voor de vorming van glucose in de donkerreacties en voor andere processen in de cel.

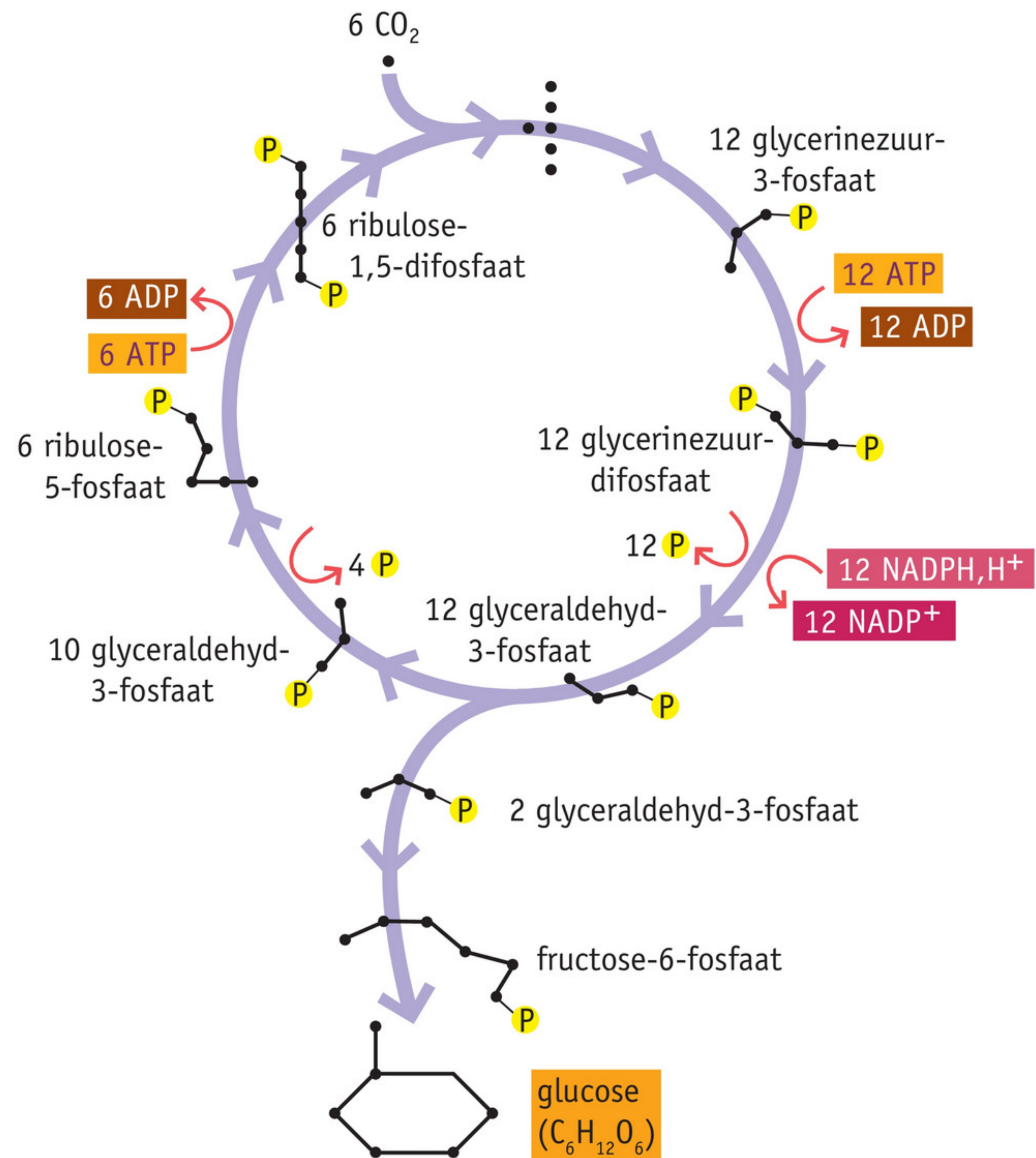
opdrachten

- 24 a** Wat zijn de eindproducten van de lichtreacties?
- b** Door het afstaan van elektronen aan $NADP^+$ ontstaat in het thylakoïdmembraan een elektronentekort. Hoe wordt dit tekort aangevuld?
- c** Het enzym NADP-reductase reduceert $NADP^+$ tot $NADPH, H^+$. Welke rol heeft $NADP^+$ bij deze enzymreactie?
- 25** De elektronen die zijn gevormd bij de splitsing van water in PSII worden uiteindelijk in PSI overgedragen aan $NADP^+$. Dit proces wordt de niet-cyclische fotofosforylering genoemd.
- a** Waarvoor gebruiken de enzymen in de elektronentransportketen de energie van de elektronen?
- b** Wanneer in het stroma een tekort is aan $NADP^+$ (of een overschot aan elektronen), blijven de elektronen circuleren tussen PSI, waar ze energierijk worden gemaakt, en de enzymen van de elektronentransportketen. De energie van de elektronen wordt gebruikt om waterstofionen naar het lumen te pompen. Dit wordt cyclische fotofosforylering genoemd. Leg uit dat bij cyclische fotofosforylering sprake is van een cyclisch proces.
- c** Leg uit dat bij cyclische fosforylering sprake is van fosforylering.
- 26** De elektronen die in PSII ontstaan, hoeven niet altijd van watermoleculen afkomstig te zijn. In zwavelbronnen bijvoorbeeld komen autotrofe bacteriën voor die waterstofsulfide (H_2S) benutten als elektronendonor. Voor het overige verloopt de koolstofassimilatie bij deze zwavelbacteriën hetzelfde als bij planten. Ontstaat bij de koolstofassimilatie van zwavelbacteriën zuurstof? Leg je antwoord uit.

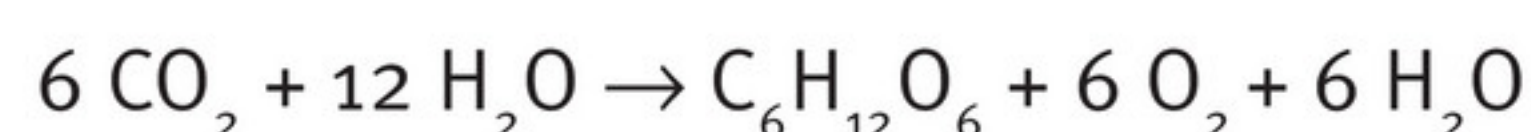
DONKERREACTIES (CALVINCYCLUS)

Bij de donkerreacties van de fotosynthese wordt glucose gevormd uit koolstofdioxide en NADPH, H^+ met behulp van energie uit ATP. De donkerreacties vinden plaats in het stroma van de chloroplasten. Ze vormen een cyclische keten van reacties die naar de ontdekker de **calvincyclus** wordt genoemd. In afbeelding 26 is de calvincyclus weergegeven. De getallen voor de molecuulformules geven aan hoeveel moleculen nodig zijn voor de vorming van één glucosemolecuul.

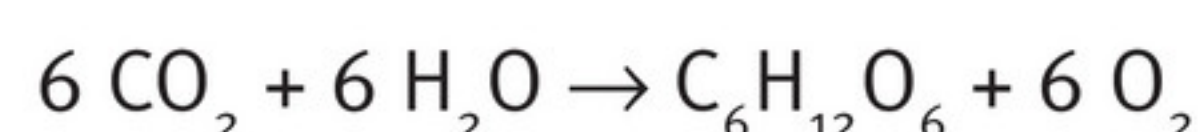
► **Afb. 26** De donkerreacties of calvincyclus.



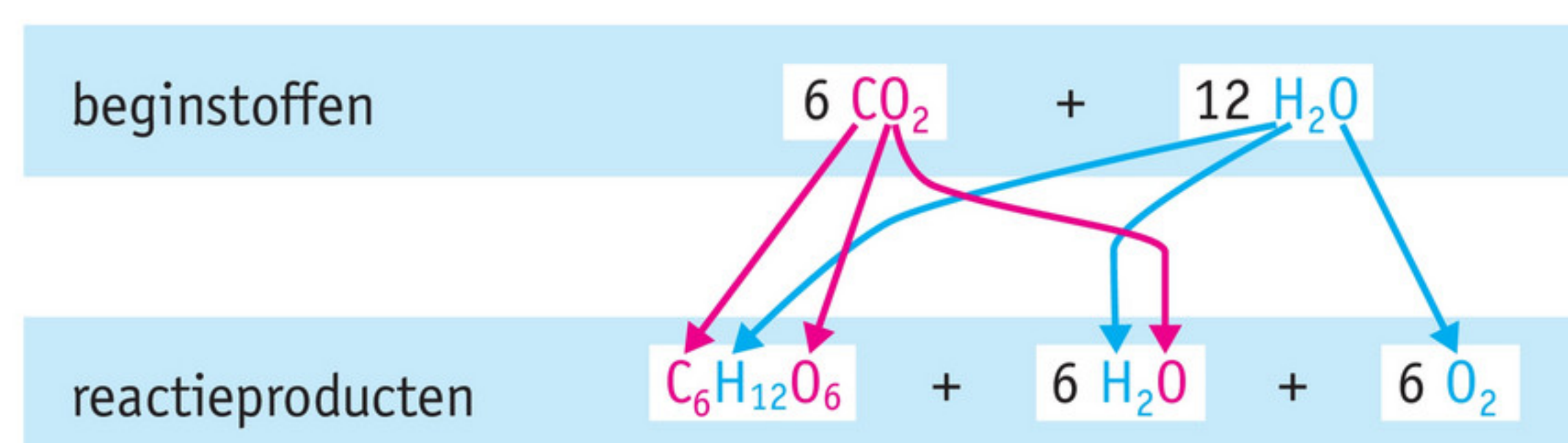
Voor de vorming van één glucosemolecuul in de calvincyclus zijn 24 waterstofatomen nodig. Daarvan worden er 12 gebruikt voor de vorming van glucose. De andere 12 zijn nodig om de 6 zuurstofatomen te binden die overblijven van het in de cyclus opgenomen koolstofdioxide. Daarbij ontstaan 6 moleculen water. Hieruit volgt de **bruto-fotosynthesereactie**, de reactievergelijking van de licht- en donkerreacties samen:



Als je het water voor en na de reactie tegen elkaar wegstreept, blijft de **netto-fotosynthesereactie** over:



► **Afb. 27** Herkomst en bestemming van atomen bij de fotosynthese.

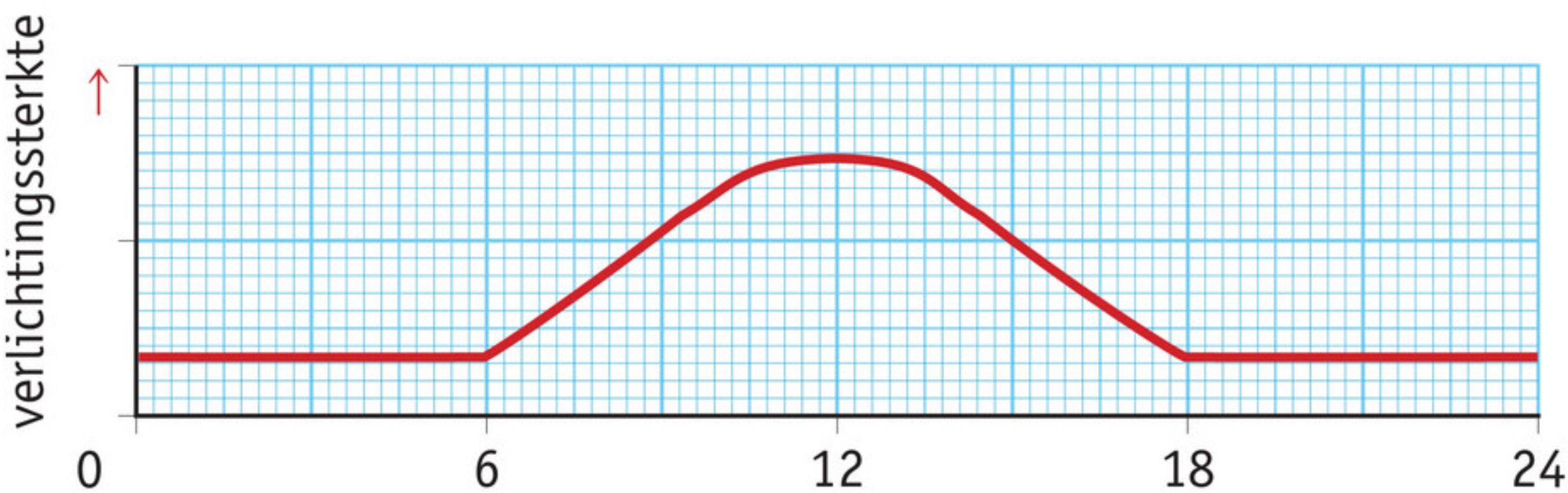


opdrachten

Gebruik bij opdracht 27 tot en met 29 afbeelding 26 en 27.

- 27 a Hoeveel moleculen CO₂ en hoeveel ATP-moleculen worden er in de calvincyclus gebruikt bij de vorming van één glucosemolecuul?
- b Geef de brutoreactie van de fotosynthese, inclusief het aantal gebruikte ATP-moleculen en ontstane moleculen ADP + Pi.
- c Verklaar het verschil in het aantal watermoleculen, voor en na de pijl, bij de netto- en brutofotosynthesereactie.
- 28 a Vinden de donkerreacties overdag en/of 's nachts plaats? Leg je antwoord uit.
- b In een mengsel van CO₂, ATP en NADPH,H⁺ vinden de donkerreacties niet plaats. Als aan dit mengsel geïsoleerde chloroplasten worden toegevoegd, wordt er wél glucose gevormd.
Welke functie hebben (stoffen uit) de geïsoleerde chloroplasten?
- c Een boom staat in een weiland. Gedurende een etmaal wordt de verlichtingssterkte gemeten. De resultaten staan in afbeelding 28.
Op welk tijdstip is de intensiteit van de donkerreacties in de buitenste bladeren van de boom het grootst? Leg je antwoord uit.
- d Als in een experiment de donkerreacties worden geremd, wordt de niet-cyclische fotofosforylering ook snel geremd.
Waardoor zal deze remming worden veroorzaakt?

► **Afb. 28** Verlichtingssterkte gedurende een etmaal.



- 29 In afbeelding 29 is een onderzoek weergegeven naar de zuurstof die ontstaat bij de fotosynthese. Bij een deel van het experiment bleek radioactieve zuurstof vrij te komen uit de planten.
- a Wat is de onderzoeksvraag?
- b Hoe waren de radioactieve zuurstofatomen aan de planten toegediend?
- c Welke conclusie kun je trekken uit dit experiment?

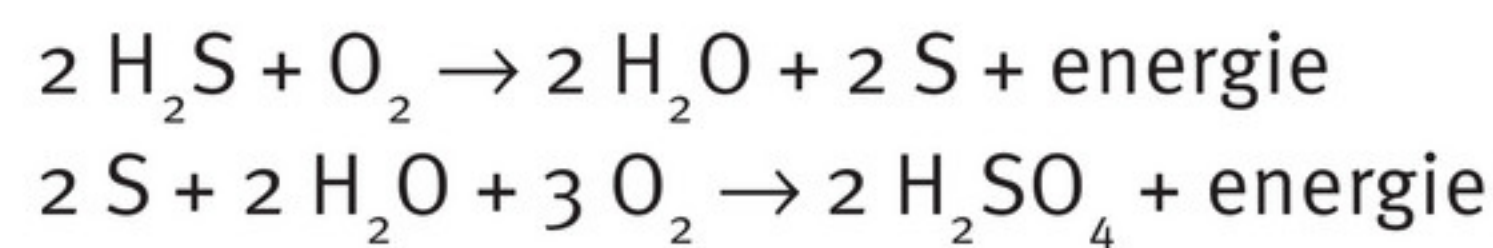
▼ **Afb. 29**

ONDERZOEK		EXPERIMENT MET ZUURSTOFISOTOPEN	
Inleiding	Bij fotosynthese wordt koolstofdioxide opgenomen en zuurstof uitgescheiden. Op grond van dit gegeven heeft men lange tijd verondersteld dat de gevormde zuurstof afkomstig is van koolstofdioxide.		
Onderzoeksvraag			
Hypothese	De zuurstof die bij fotosynthese ontstaat, is afkomstig van koolstofdioxide.		
Experiment	Met behulp van radioactieve zuurstofisotopen (¹⁸ O) is bij planten de herkomst van de uitgescheiden zuurstof onderzocht. Door hun radioactiviteit zijn de isotopen in de reactieproducten aan te tonen. Hierdoor kan de herkomst van de vrijkomende zuurstof worden bepaald.		
Resultaat	H₂¹⁶O C¹⁸O₂ 1  → ¹⁶O₂ H₂¹⁸O C¹⁶O₂ 2  → ¹⁸O₂		
Conclusie			

CHEMOSYNTHESE

Fotosynthese is de vorm van koolstofassimilatie waarbij de energie uit (zon-) licht wordt benut. Er zijn ook organismen die gebruikmaken van de energie die beschikbaar komt bij de oxidatie (onttrekking van elektronen) van een anorganische stof. Deze vorm van koolstofassimilatie heet **chemosynthese**. Chemosynthese komt voor bij chemoautotrofe bacteriën, zoals nitriet- en nitraatbacteriën. De energie uit oxidatie wordt tijdelijk opgeslagen in ATP. Met behulp van de energie in ATP en een waterstofdonor kan uit koolstofdioxide glucose worden gevormd.

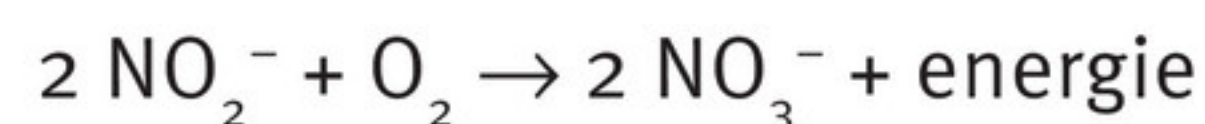
Zwavelbacteriën leven bij zwavelbronnen op de bodem van oceanen en vormen de basis van diepzee-ecosystemen. Zwavelbacteriën oxideren waterstofsulfide (H_2S) tot zwavel (S). Zwavel kan verder worden geoxideerd tot zwavelzuur (H_2SO_4):



Nitriet- en nitraatbacteriën komen voor in de bodem en spelen een rol in de stikstofkringloop. Als ammoniak (NH_3) in water oplost, worden ammoniumionen (NH_4^+) gevormd. Nitrietbacteriën oxideren ammoniak (of ammoniumionen):



HNO_2 wordt gesplitst in H^+ -ionen en NO_2^- -ionen (nitrietionen). Nitraatbacteriën oxideren de nitrietionen verder tot nitraationen (NO_3^-):



opdrachten

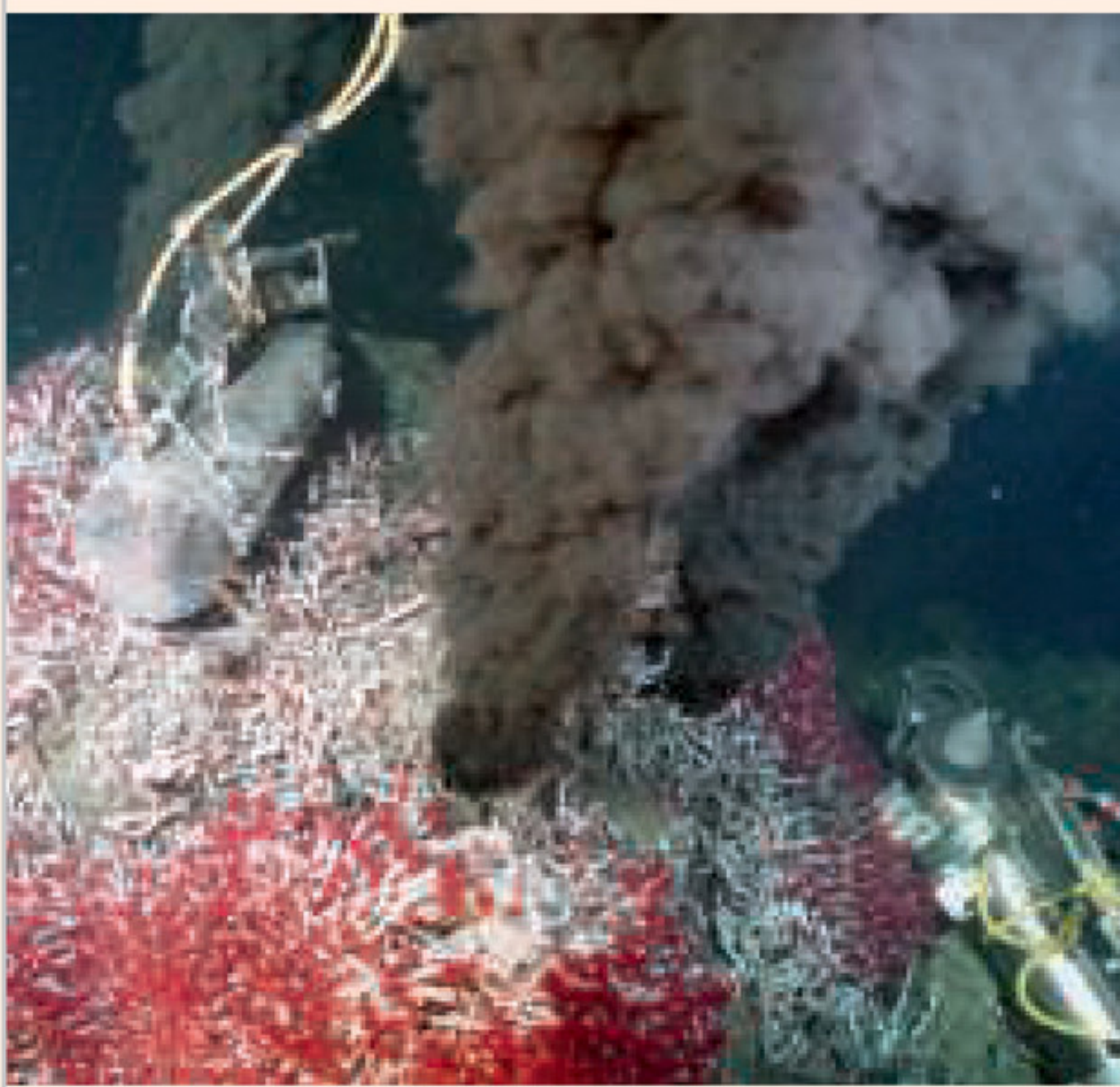
- 30** Welke reacties van de fotosynthese hebben een overeenkomstige functie als de oxidatie van anorganische stoffen: de lichtreacties of de donkerreacties? Leg je antwoord uit.
- 31 a** Waardoor kunnen op de oceaanbodem geen planten groeien?
b Het leven op de oceaanbodem blijft beperkt tot de directe omgeving van hete zwavelbronnen. Daar zijn onder andere voorheen onbekende soorten wormen, mosselen, garnalen, krabben en vissen ontdekt. Leg uit waardoor op deze plaatsen dierlijk leven mogelijk is.
- 32** Microbiologen hebben in een zuiveringsinstallatie twee bacteriën gevonden die samen ammonium uit afvalwater omzetten in het onschadelijke stikstofgas. De nitrificerende nitrosomonas-bacterie zet ammonium met behulp van een beetje zuurstof om in nitriet. De dieprode anammox-bacterie (*Brocadia anammoxians*) zet vervolgens dit nitriet om in stikstofgas met ammonium als energiebron. Anammox staat voor ANaerobe AMMonium OXidatie.
a Waarom is het voor het milieu belangrijk om ammonium uit afvalwater te verwijderen?
b Geef de reactievergelijking van de omzetting van ammonium en nitriet in stikstof en water.

- c Leg uit waarom ammonium een energiebron wordt genoemd voor de anammox-bacterie.
- d Onder procesomstandigheden met een lage concentratie zuurstof en hoge concentratie ammonium verloopt de samenwerking tussen nitrosomonas en anammox het best. Verklaar dat.

CONTEXT

Wetenschap

- ▼ **Afb. 30** Diepzeekokerwormen bij een 'black smoker'.



Leven zonder licht

Extremofiele organismen leven in het donker op de bodem van de diepste troggen in de oceaan bij een temperatuur van 2 °C en een waterdruk van twintig tot wel vijfhonderd atmosfeer. Anorganische stoffen die uit de vulkanisch actieve bodem sijpelen, leveren de energie voor deze bijzondere levensgemeenschappen.

Chemoautotrofe bacteriesoorten in deze 'cold seeps' benutten methaan (CH_4) en waterstofsulfide (H_2S) als bouwstof en energiebron voor de chemosynthese.

Enkele soorten bacteriën leven in symbiose met heterotrofe organismen, bijvoorbeeld met methanotrofe mosselen en kolonies van diepzeekokerwormen (zie afbeelding 30). De kokerwormen nemen waterstofsulfide op uit de kalkrots en transporteren die, gebonden aan hemoglobine, naar de bacteriën. De bacteriën leveren koolhydraten aan de wormen.

Behalve cold seeps vind je op de oceaانبodem hete black en white smokers (vulkanische schoorstenen). Deze bieden overeenkomstige, maar minder stabiele groeiomstandigheden. De zwarte en witte rookpluimen bevatten mineraalrijke koolstof- en zwavelverbindingen.

opdrachten

- 33 Verklaar waardoor de beschreven bijzondere levensgemeenschappen pas vrij recent zijn ontdekt.
- 34 Methanotrofe mosselen en chemoautotrofe bacteriën leven in symbiose.
 - a Wat betekent 'methanotroof'?
 - b Welke stoffen worden uitgewisseld tussen de mosselen en de bacteriën?
- 35 Naast 'cold seep'-ecosystemen bestaan er ook 'black en white smoker'-ecosystemen op de bodem van de oceaan. Zoek samen met een medeleerling op internet op welke anorganische stoffen hier de energieleveranciers zijn en maak een voedselketen met producenten en consumenten van de eerste en tweede orde.



Leerdoel

- Je kunt de voortgezette assimilatie beschrijven.

4 Voortgezette assimilatie

Cellen bestaan uit veel meer stoffen dan de glucose die is gevormd bij de koolstof-assimilatie. In de voortgezette assimilatie worden reservevoorraden zetmeel, de vetten van membranen, vele eiwitten (zoals enzymen) en informatiedragers gevormd.

GLUCOSE ALS GRONDSTOF

De glucose die bij de koolstofassimilatie is gevormd, dient bij de voortgezette assimilatie als grondstof voor de vorming van andere organische stoffen in autotrofe organismen. De belangrijkste groepen organische stoffen zijn koolhydraten, vetten en eiwitten. Ook heterotrofe organismen kunnen glucose omzetten, maar niet in eiwitten. Glucose levert daarnaast energie. Bij de verbranding van glucose wordt ATP gevormd. ATP levert de energie voor de voortgezette assimilatie.

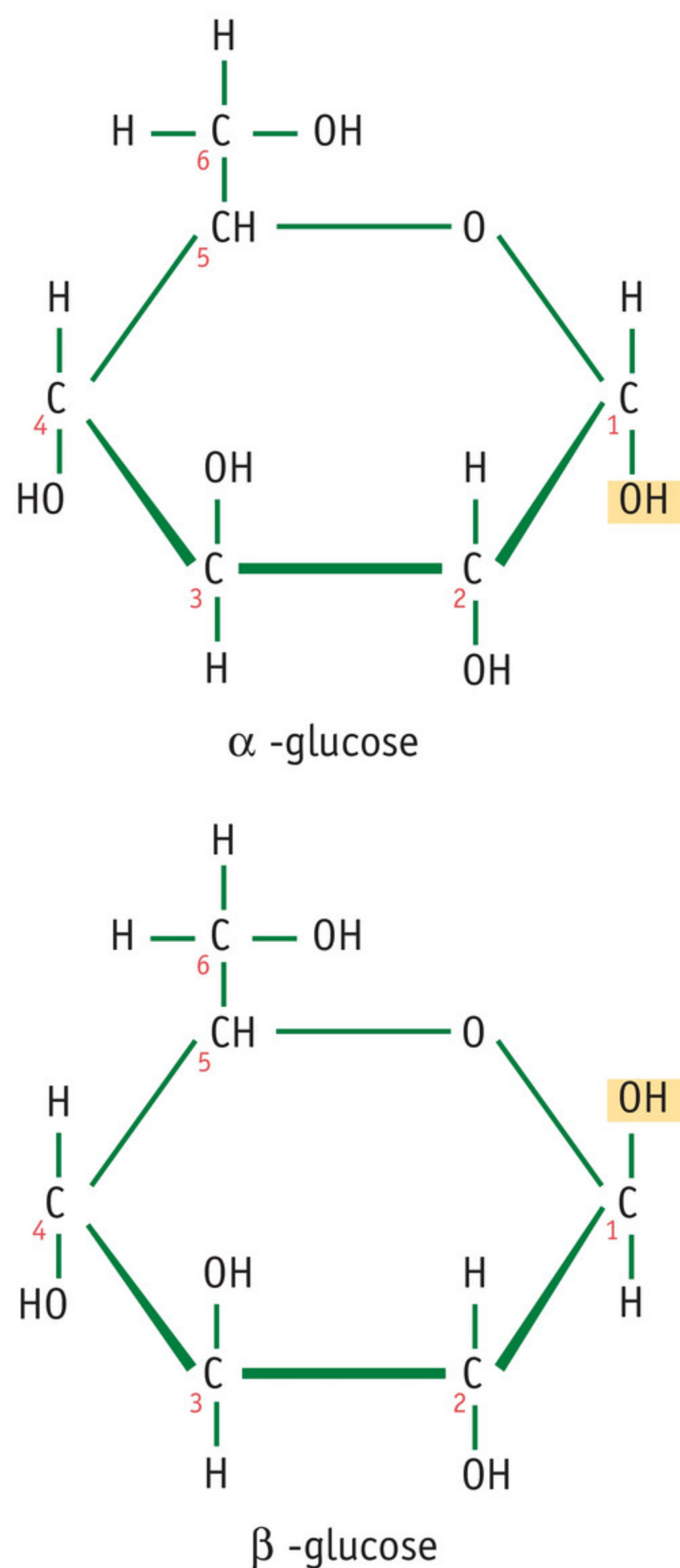
KOOLHYDRATEN

De moleculen van een koolhydraat of **sacharide** zijn opgebouwd uit een koolstofketen en atomen waterstof en zuurstof (meestal in de verhouding 2 : 1, zoals in H_2O). Koolhydraten hebben in de cel vooral een functie als bouwstof en (reserve)brandstof.

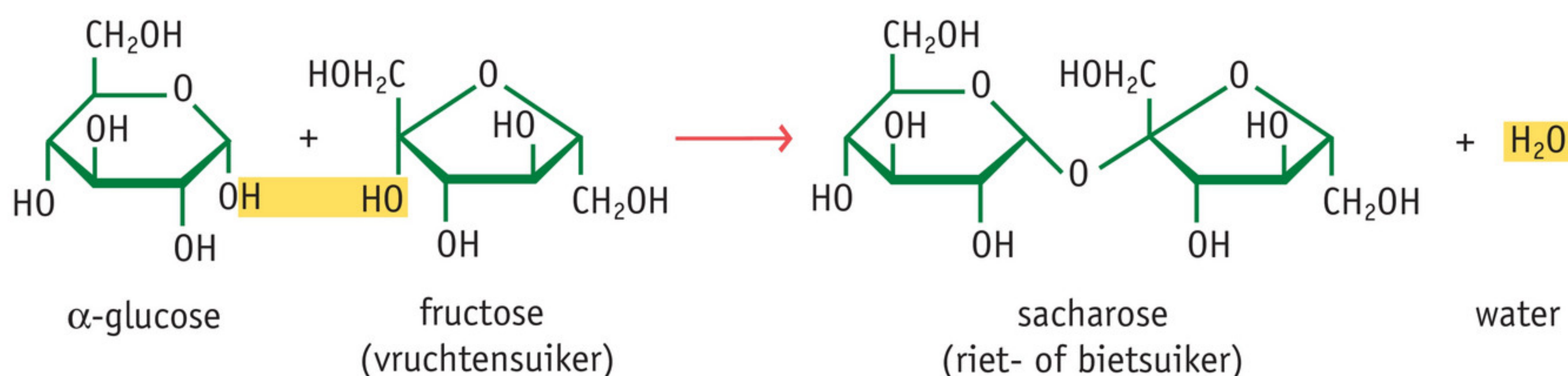
Koolhydraten zijn te verdelen in mono-, di- en polysachariden. **Monosachariden** (enkelvoudige suikers) bevatten vijf of zes C-atomen. Glucose is een monosacharide. Door de OH-groepen aan de koolstofketen is glucose goed oplosbaar in water. In opgeloste toestand kunnen glucosemoleculen voorkomen als ketens of als ringen van C-atomen. Van ringvormige glucosemoleculen bestaan twee vormen: α -glucose en β -glucose. Deze verschillen van elkaar in de positie van de OH-groep aan het eerste C-atoom (zie afbeelding 31).

Ringvormige monosachariden kunnen aan elkaar worden gebonden. Er ontstaan dan een **disacharide** (een molecuul opgebouwd uit twee monosachariden) en een watermolecuul. Uit een α -glucosemolecuul en een fructosemolecuul bijvoorbeeld kan een sacharosemolecuul (riet- of bietsuiker) worden gevormd (zie afbeelding 32, de structuurformules zijn schematisch weergegeven door de C- en H-atomen op de hoekpunten weg te laten). Glucosemoleculen kunnen op deze manier lange ketens vormen. De vorming van lange ketens van soortgelijke kleine koolstofverbindingen wordt **polymerisatie** genoemd.

▼ **Afb. 31** α -glucose en β -glucose.



▼ **Afb. 32** De vorming van sacharose.

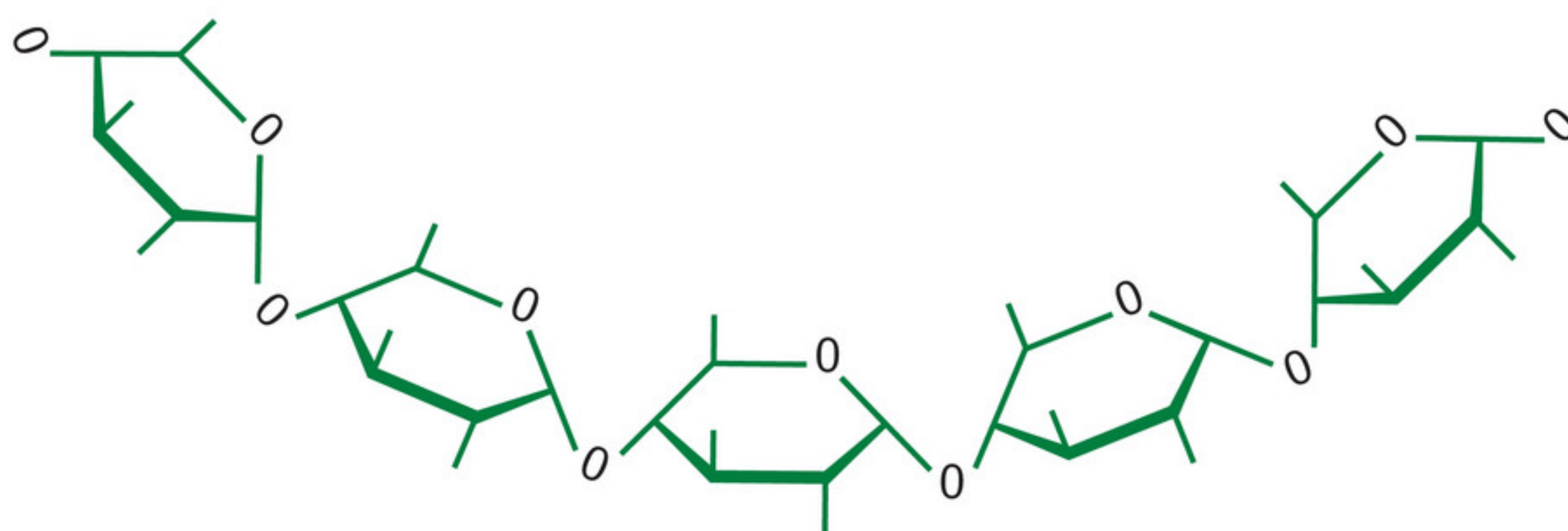


Door polymerisatie kan een **polysacharide** worden gevormd, een verbinding bestaande uit vele monosachariden (zie afbeelding 33.1, in de structuurformule zijn nu niet alleen de C-atomen op de hoekpunten weggelaten, maar ook de OH- en COH-groepen).

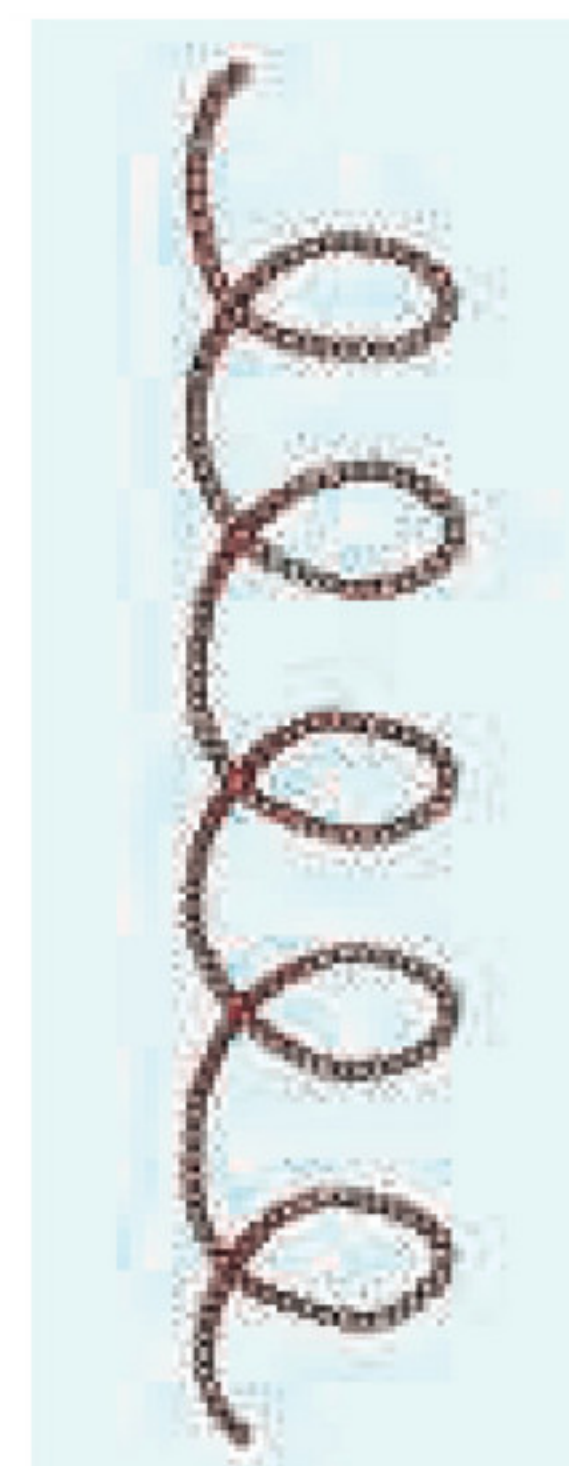
Een voorbeeld van een polysacharide is **amylose**. Dit zetmeelmolecuul wordt in de chloroplasten en amyloplasten (zetmeelkorrels) van plantaardige cellen opgebouwd uit ongeveer zesduizend α -glucosemoleculen. De α -glucosemoleculen vormen bij de bindingsplaats een kleine hoek ten opzichte van elkaar. Doordat deze hoek bij elke bindingsplaats dezelfde kant op wijst, is een zetmeelmolecuul spiraalvormig (zie afbeelding 33.2). Door de grootte van zijn moleculen is **zetmeel** slecht oplosbaar in water.

Bij dieren vinden in de lever en in spieren polymerisatiereacties plaats, waarbij **glycogeen** wordt gevormd uit α -glucose. Een glycogeenmolecuul bestaat uit meer dan twintigduizend α -glucosemoleculen en is sterk vertakt (zie afbeelding 33.3). Zetmeel en glycogeen zijn reservebrandstoffen.

▼ **Afb. 33** Polysachariden.



1 deel van een zetmeelmolecuul



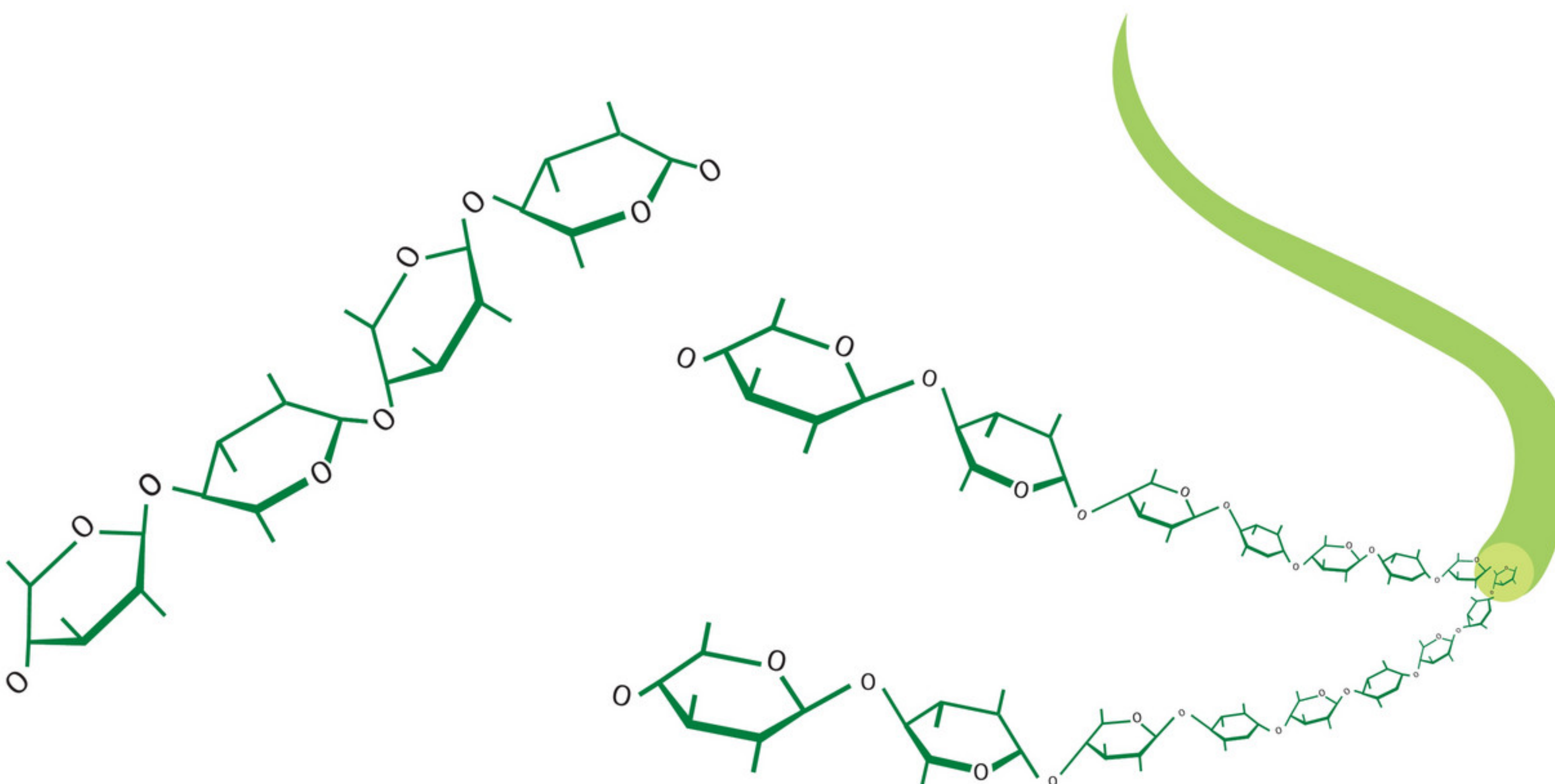
2 vorm van een zetmeelmolecuul



3 vorm van een glycogeenmolecuul

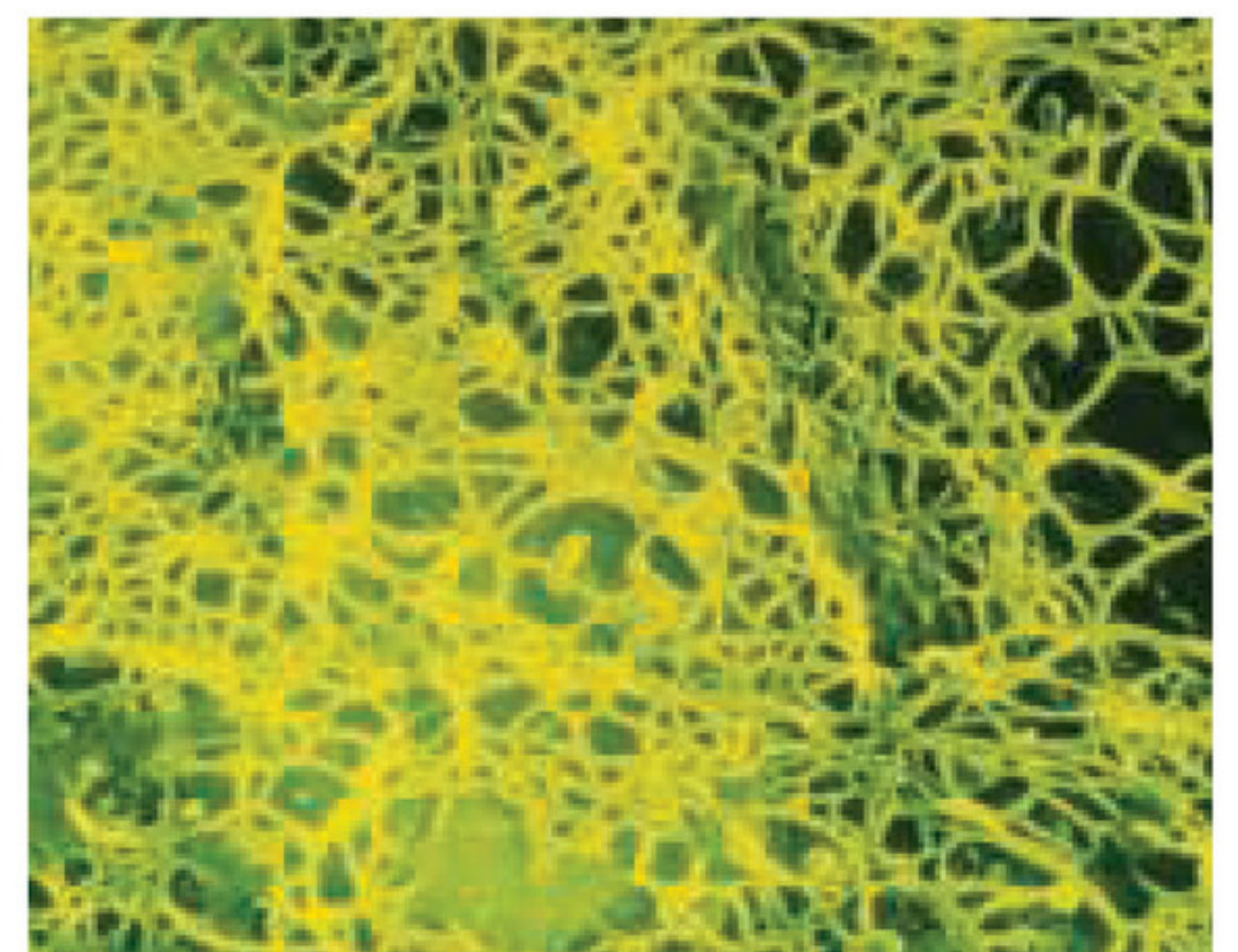
Een ander polysacharide is **cellulose**, het hoofdbestanddeel van de celwanden van planten (zie afbeelding 34). Cellulose is een polymeer van β -glucose. Doordat de hoek tussen de glucosemoleculen bij elke bindingsplaats de andere kant op wijst, ontstaat een lichte zigzagvorm. Enkele tientallen celluloseketens vormen samen een stevige structuur.

▼ **Afb. 34** Cellulose.



1 opbouw van een stevige structuur uit meerdere ketens

2 deel van een cellulosemolecuul



3 deel van een celwand (EM-foto, vergroting 30 000x)

opdrachten

- 36 In afbeelding 32 is de vorming van sacharose weergegeven in structuurformules.
Geef de reactievergelijking van de vorming van sacharose in woorden en in molecuulformules.
- 37 In bladcellen wordt de glucose die bij de fotosynthese is gevormd, vrijwel direct omgezet in zetmeel.
a Waarom is dit belangrijk voor de osmotische waarde in de bladcellen?
b De in de bladeren gevormde koolhydraten worden door de bastvaten naar andere plantendelen vervoerd. Zetmeel wordt daarvoor weer omgezet in sacharose.
Leg uit waarom dat noodzakelijk is.
- 38 Tijdens een sportwedstrijd heb je veel koolhydraten nodig die snel in het bloed kunnen worden opgenomen.
Welke koolhydraten kunnen dan het best in je voeding aanwezig zijn? Licht je antwoord kort toe. Gebruik bij deze opdracht je **Binas** (tabel 67F).

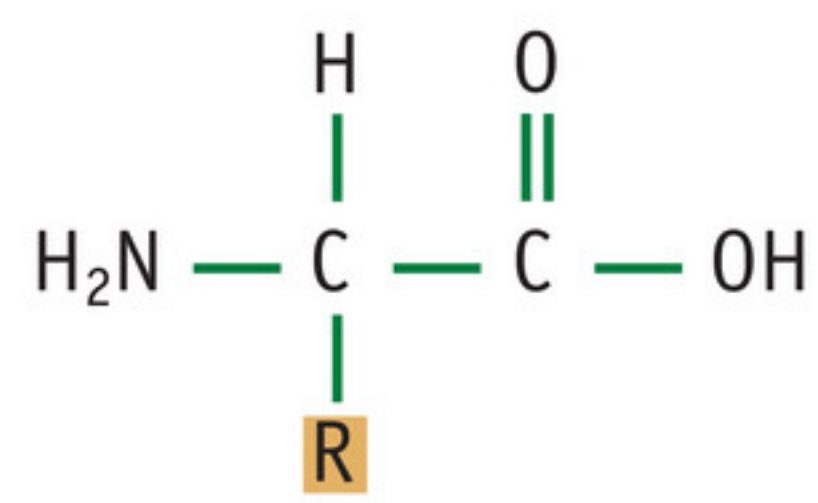
EIWITTEN

Eiwitten kunnen veel verschillende functies in een organisme vervullen (zie afbeelding 35).

► **Afb. 35** Voorbeelden van eiwitten en hun functie.

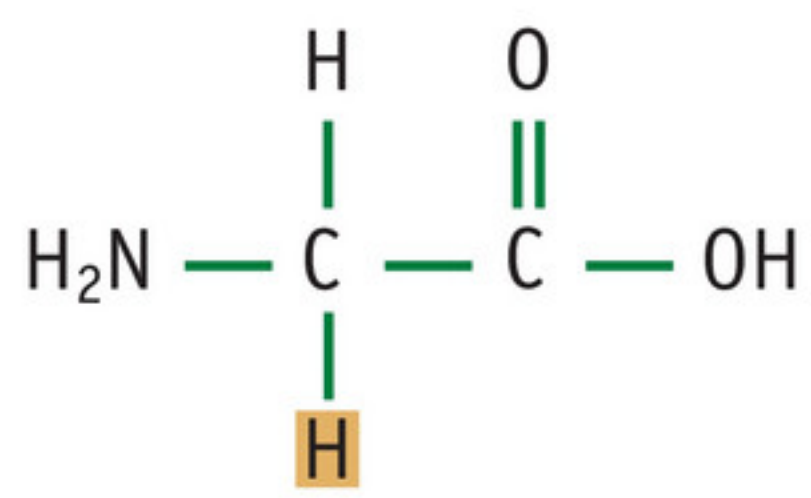
Eiwitgroepen	Functie
Enzymen	katalyseren van reacties
Structuureiwitten	bouwstof, geven vorm aan weefsels en cellen
Membraaneiwitten	transport tussen cel en omgeving
Receptoreiwitten	communicatie met celomgeving (bijv. reageren op aanwezigheid van hormonen)
Plasma-eiwitten (in bloedplasma)	Functie
Transporteiwitten (albuminen)	transport van stoffen (bijv. hemoglobine) en osmoregulatie
Antistoffen (globulinen)	immunitet
Stollingseiwitten (fibrinogeen)	bloedstolling

▼ **Afb. 36** De algemene structuur van aminozuren.

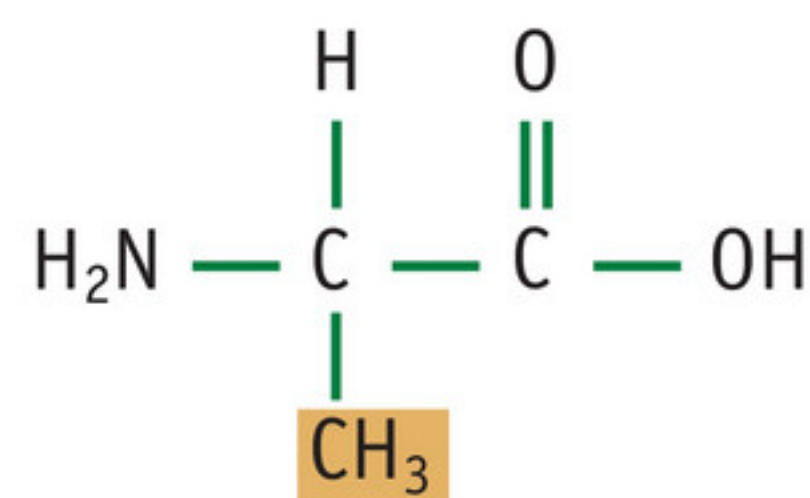


Eiwitten of **proteïnen** zijn polymeren van enkele tientallen tot meer dan duizend aminozuren. Een **aminozuur** bevat een centraal C-atoom met daaraan gebonden een aminogroep (–NH₂), een carboxygroep (–COOH), een H-atoom en een restgroep (R) die typerend is voor het aminozuur (zie afbeelding 36). In de restgroep kunnen onder andere stikstof en zwavel voorkomen. De aminogroep is basisch en de carboxygroep is zuur. Beide groepen zijn polair, met een ongelijkmatige ladingverdeling (elektronen) zoals bij een watermolecuul. Dat zorgt ervoor dat een aminozuur goed oplosbaar is in water. In afbeelding 37 staat de structuurformule van enkele aminozuren. De restgroepen zijn met een gekleurd vlak aangegeven. In menselijke eiwitten komen twintig verschillende typen aminozuren voor.

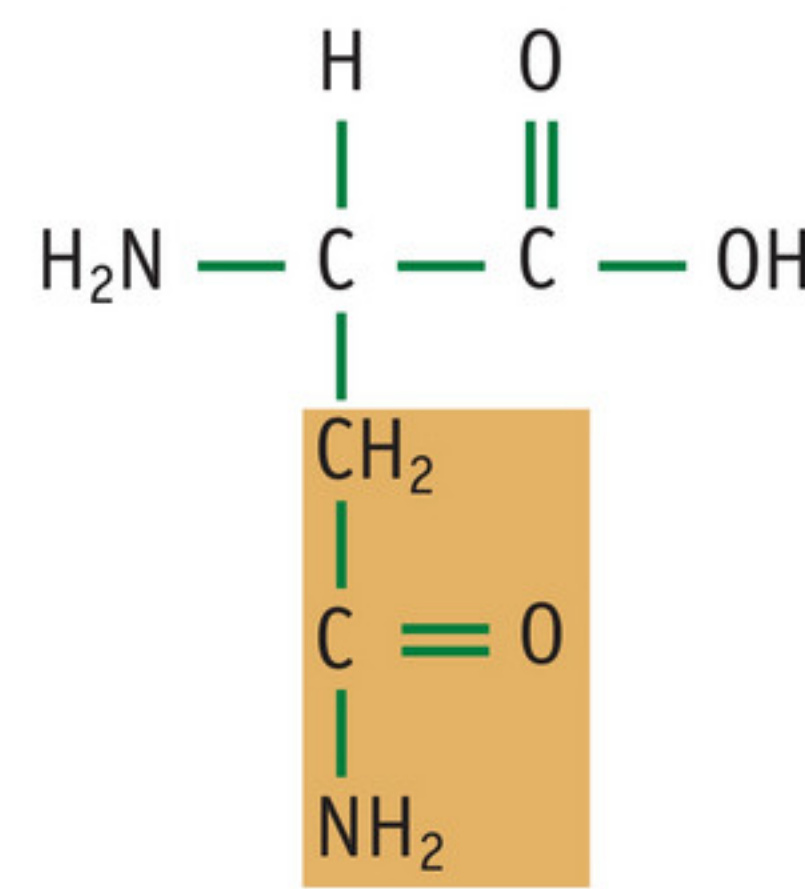
▼ Afb. 37 Enkele aminozuren.



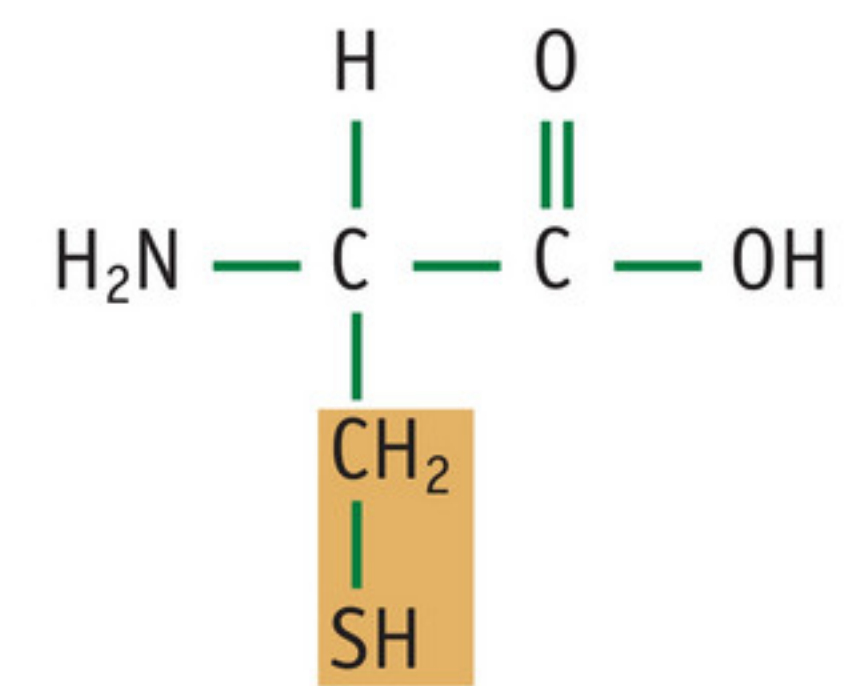
1 glycine



2 alanine



3 asparagine



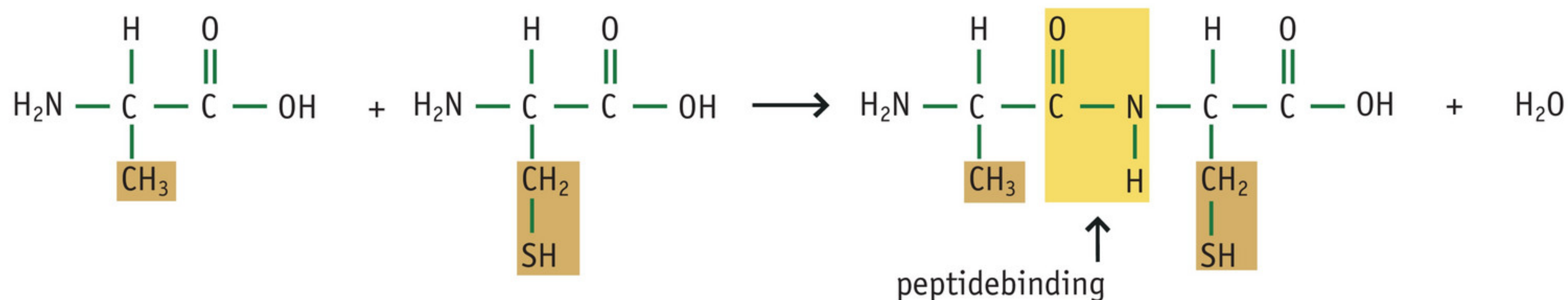
4 cysteine

Planten zijn in staat aminozuren op te bouwen uit glucose en stikstofhoudende ionen, vooral nitraationen (NO_3^-). Bij de opbouw van sommige aminozuren wordt ook sulfaat (SO_4^{2-}) gebruikt. De energie voor de opbouw van aminozuurmoleculen wordt geleverd door ATP.

Dieren kunnen geen aminozuren opbouwen uit glucose. Ze zijn wel in staat een aantal aminozuren te vormen uit aminozuren die ze met hun voedsel binnenkrijgen. De aminozuren die dieren niet zelf kunnen maken, noem je **essentiële aminozuren**. Deze moeten dus in het voedsel aanwezig zijn.

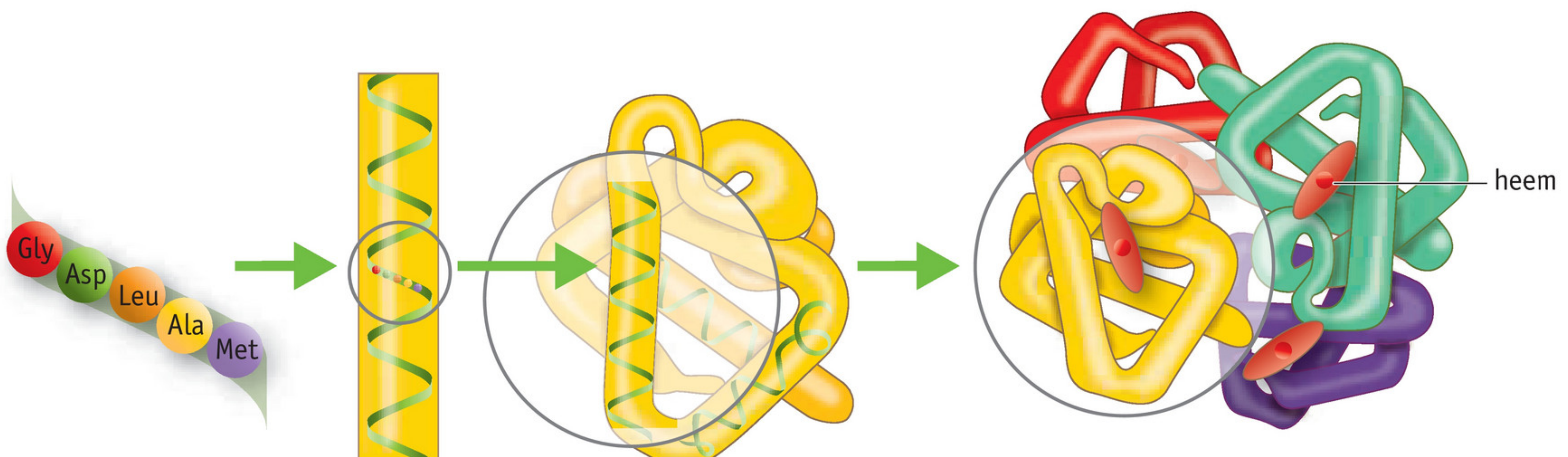
De aminogroep van een aminozuurmolecuul kan een binding aangaan met de carboxygroep van een ander aminozuur (zie afbeelding 38). De binding tussen de carboxygroep van het ene aminozuur en de aminogroep van het andere wordt **peptidebinding** genoemd. Twee aan elkaar gekoppelde aminozuren vormen een **dipeptide**, meerdere aminozuren een **polypeptide**.

▼ Afb. 38 De vorming van een dipeptide.



▼ Afb. 39 De ruimtelijke bouw van een hemoglobinemolecuul.

De ruimtelijke bouw van een eiwitmolecuul wordt op vier niveaus bepaald (zie afbeelding 39). De **primaire structuur** van een eiwitmolecuul wordt bepaald door de typen aminozuren die voorkomen in de polypeptideketen(s) en de volgorde waarin deze aminozuren voorkomen.



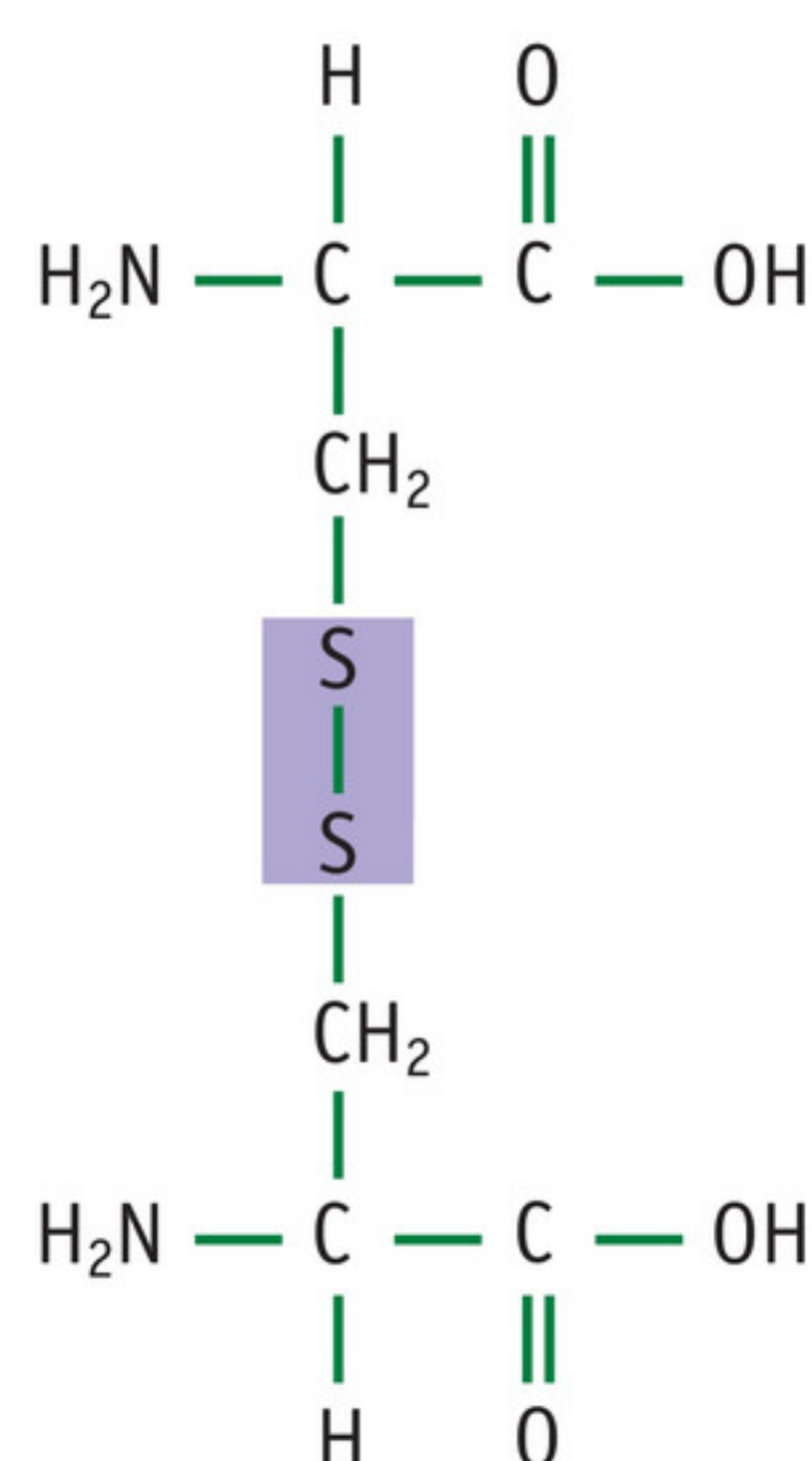
1 primaire structuur: de aminozuurvolgorde

2 secundaire structuur: de α -helix

3 tertiaire structuur: ruimtelijke vorm

4 quaternaire structuur: meerdere polypeptideketens

▼ **Afb. 40** Zwavelbrug in cystine (een aminozuur dat voorkomt in haar).



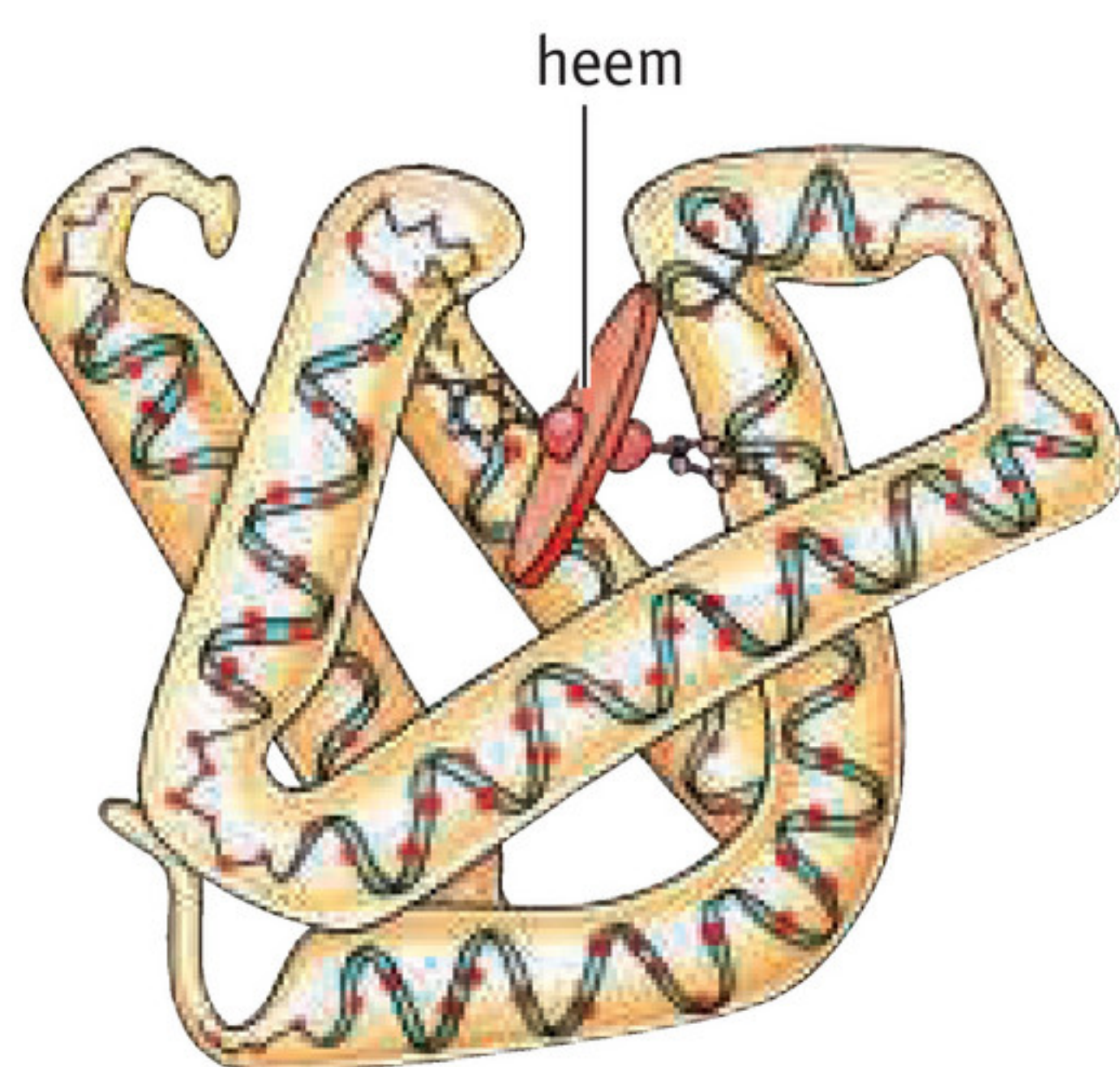
De spiraalvorm van een polypeptideketen wordt de **secundaire structuur** genoemd. De meeste aminozuren maken bij hun peptidebinding steeds een bepaalde hoek ten opzichte van elkaar. Hierdoor vertonen grote delen van een eiwitmolecuul een spiraalvorm. Deze spiraal wordt **α -helix** genoemd. Sommige aminozuren vormen waterstofbruggen met aminozuren in de erboven of eronder liggende winding van de spiraal. Hierdoor is de α -helix een zeer stabiele ruimtelijke vorm. Op bepaalde plaatsen zorgt het aminozuur proline voor een knik in de spiraalvorm.

De **tertiaire structuur** van een eiwitmolecuul ontstaat doordat sommige aminozuren bindingen aangaan met aminozuren die vele windingen verderop in de polypeptideketen liggen. Vooral het aminozuur cysteïne speelt hierbij een rol. De $-\text{SH}$ -uiteinden van twee cysteïnemoleculen kunnen een atoombinding met elkaar aangaan ($\text{S}-\text{S}$). Deze binding wordt een **zwavelbrug** genoemd (zie afbeelding 40). Door deze zwavelbruggen (en in mindere mate door waterstofbruggen) wordt de α -helix op een bepaalde manier 'opgevouwen' en krijgt de polypeptideketen zijn specifieke ruimtelijke vorm. Ook de aantrekking en afstoting tussen hydrofiele en hydrofobe restgroepen kan bijdragen aan de tertiaire structuur.

Sommige eiwitten hebben nog een **quaternaire structuur**. Dat is de manier waarop meerdere polypeptideketens samen één eiwit vormen. Hiervan kunnen ook andere verbindingen deel uitmaken. Een voorbeeld daarvan is hemoglobine, het belangrijkste eiwit in rode bloedcellen. Hemoglobine bevat vier polypeptideketens (globine). Elke polypeptideketen bevat een heem, een organische verbinding met een ijzeratoom. Samen vormen ze een functionerend eiwitmolecuul.

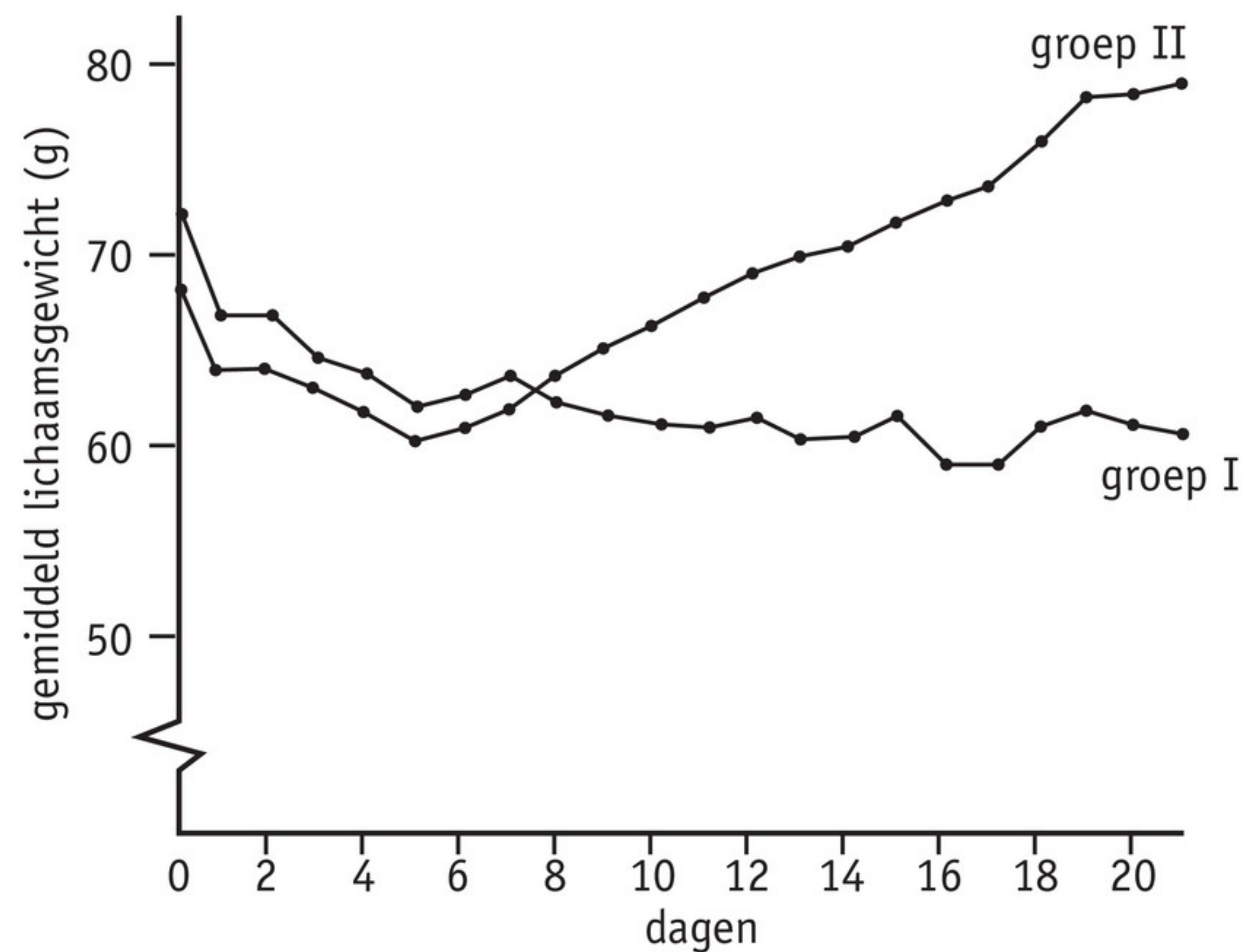
opdrachten

▼ **Afb. 41** De structuur van een myoglobinemolecuul.



- 39 Welke twee elementen komen wel voor in eiwitten maar niet in koolhydraten?
- 40 a Hebben alle eiwitten een quaternaire structuur? Leg je antwoord uit.
b Voor de werking van enzymen zijn de zwavelbruggen van essentieel belang. Leg dat uit.
- 41 Myoglobine is een eiwit dat in spieren voorkomt en zuurstof kan binden. In afbeelding 41 is de structuur van een myoglobinemolecuul weergegeven.
a Hoe wordt in de afbeelding de primaire structuur weergegeven?
b Hoe wordt de secundaire structuur weergegeven?
- 42 In afbeelding 42 zijn de resultaten weergegeven van een voedingsexperiment met jonge ratten. De gezonde ratten in groep I en II werden gevoerd met een dieet bestaande uit alle benodigde vitaminen, koolhydraten, mineralen, water en plantaardige vezels. Als enige eiwit werd zeïne toegediend. Zeïne is een eiwit afkomstig uit maïs. Na zeven dagen werden aan het dieet van groep II de aminozuren lysine en tryptofaan toegevoegd.
a Welke belangrijke groep organische stoffen ontbreekt in het dieet van de ratten?
b Verklaar de gewichtsafname van beide groepen ratten in de eerste week van het experiment.
c Kan uit het resultaat van het experiment de conclusie worden getrokken dat lysine en tryptofaan voor ratten essentiële aminozuren zijn?

► **Afb. 42** Resultaten van een voedingsexperiment met jonge ratten.

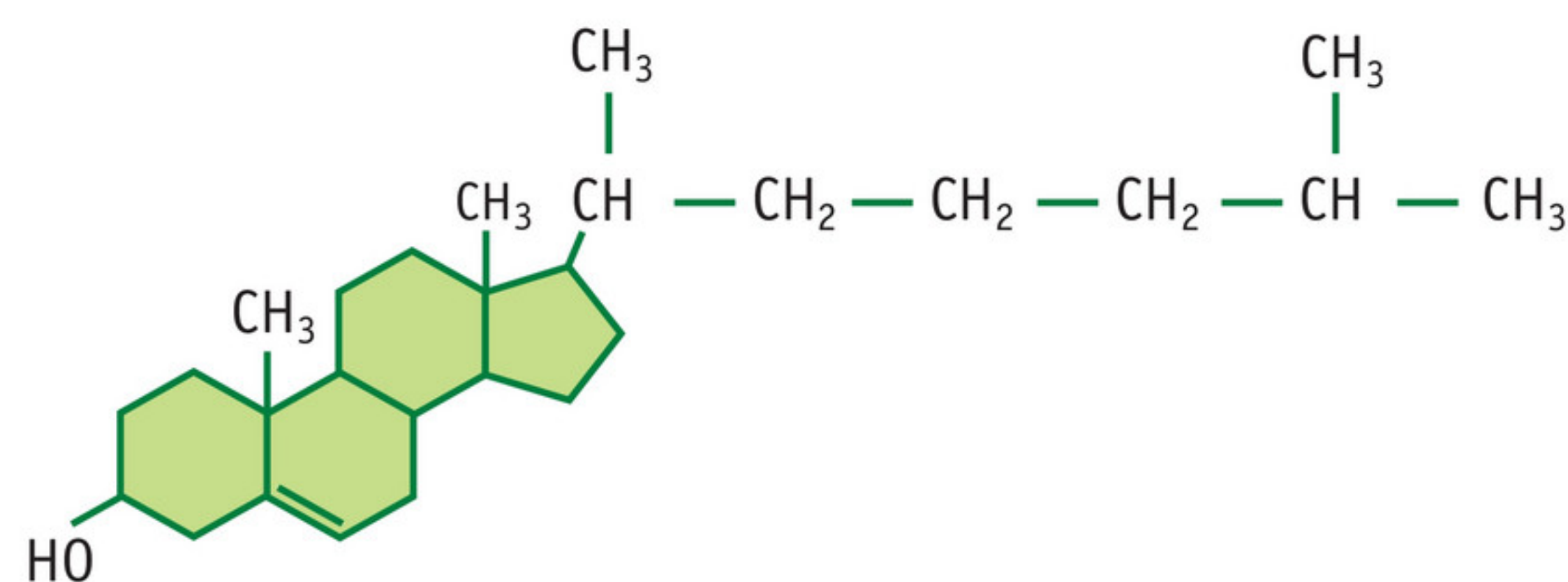


Bron: J.J. Head, *Discovering biology*, Oxford University Press, 1972.

VETTEN

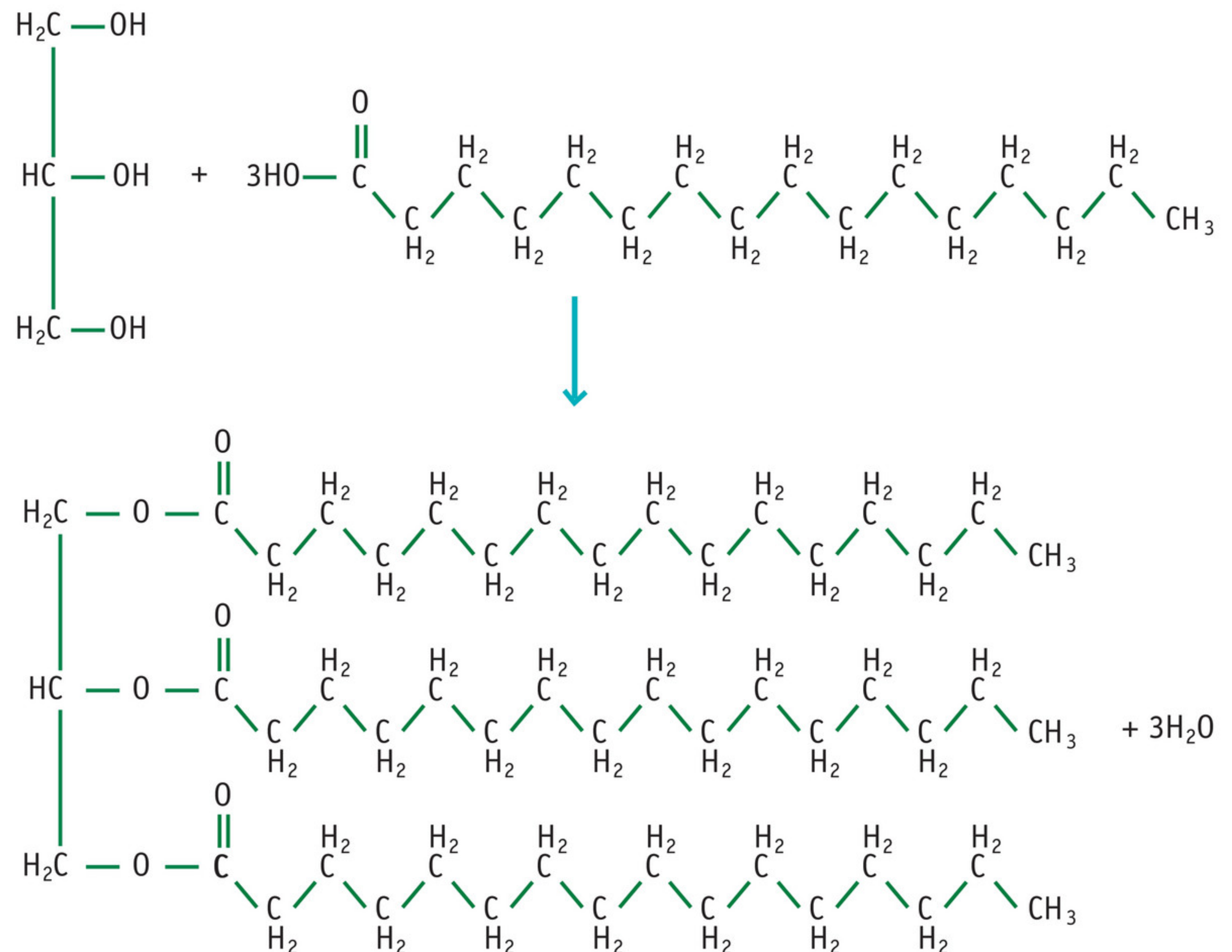
Bij warmbloedige dieren worden vetten of **lipiden** onder andere opgeslagen in het onderhuidse bindweefsel. Vetten in organismen dienen als bouwstof in membranen en als brandstof. Ze worden gebruikt als reservebrandstof en hebben een warmte-isolerende functie. Bij een overschot aan energierijke stoffen (eiwitten en suikers) in de voeding kunnen deze worden omgezet in vet. De energiedichtheid van vet is erg groot (38,5 kJ per gram). Vetten maken deel uit van sommige vitaminen, hormonen en cholesterol (zie afbeelding 43). Vetten die een functie hebben als hormoon worden steroïdhormonen genoemd (oestrogenen, testosteron).

► **Afb. 43** Cholesterol.



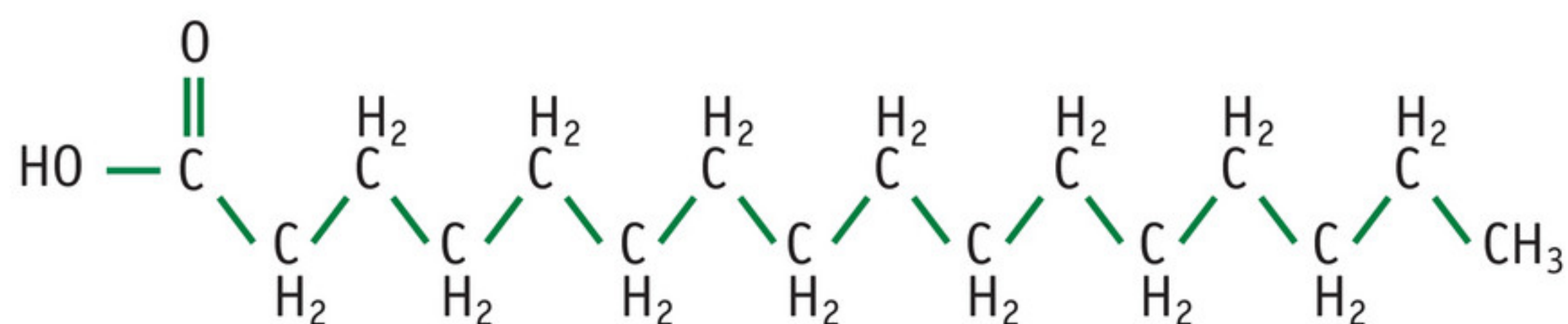
Veel vetten worden gevormd doordat drie vetzuurmoleculen zich binden aan een glycerolmolecuul (zie afbeelding 44). Daarbij wordt ook water gevormd. **Glycerol** bestaat uit drie C-atomen waaraan drie OH-groepen zijn gebonden. Een **vetzuur** bestaat uit een lange keten van $-CH_2-$ groepen met aan het eind daarvan een carboxygroep ($-COOH$). Uit de structuurformule van een vetzuur blijkt dat de lange keten voor het grootste deel apolair is, met een gelijkmatige verdeling van elektronen. De carboxygroep is zuur en sterk polair.

► **Afb. 44** De vorming van een vetmolecuul uit glycerol en vetzuren.



Als de koolstofatomen in het vetzuurmolecuul onderling uitsluitend zijn verbonden door enkelvoudige bindingen, wordt het vetzuur **verzadigd** genoemd. De koolstofketen bevat dan het maximale aantal H-atomen (zie afbeelding 45). Lipiden met verzadigde vetzuren zijn meestal vast bij kamertemperatuur. Deze lipiden worden **vetten** genoemd.

▼ **Afb. 45** Een verzadigd vetzuur: palmitinezuur.



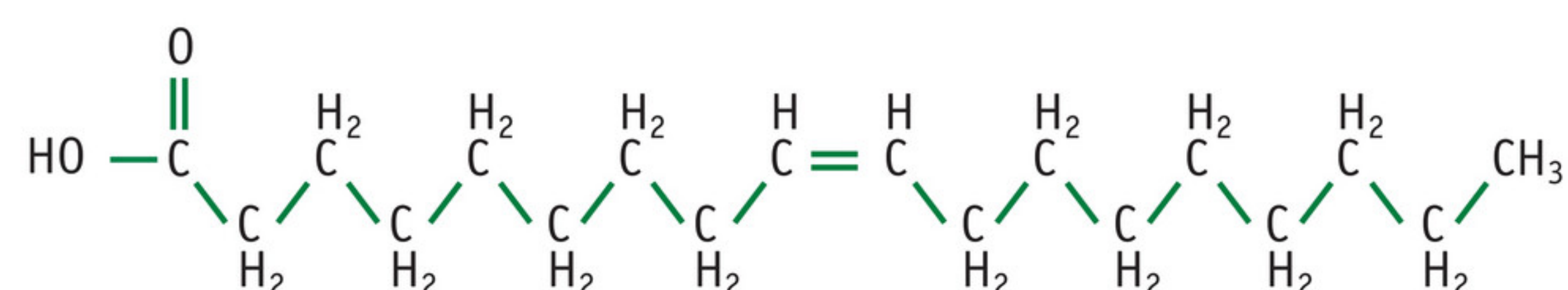
1 structuurformule



2 ruimtelijke vorm

Bij een **onverzadigd vetzuur** komen tussen de C-atomen een of meer dubbele bindingen voor. Een dubbele binding veroorzaakt een knik in de ruimtelijke vorm van het molecuul (zie afbeelding 46). **Meervoudig onverzadigde vetzuren** hebben meerdere dubbele bindingen in de koolstofketen. Lipiden met onverzadigde vetzuren zijn bij kamertemperatuur meestal vloeibaar en worden **oliën** genoemd. Vooral plantaardige oliën (bijvoorbeeld maïs-, soja- en zonnebloemolie) bevatten veel meervoudig onverzadigde vetzuren.

▼ **Afb. 46** Een onverzadigd vetzuur: oliezuur.



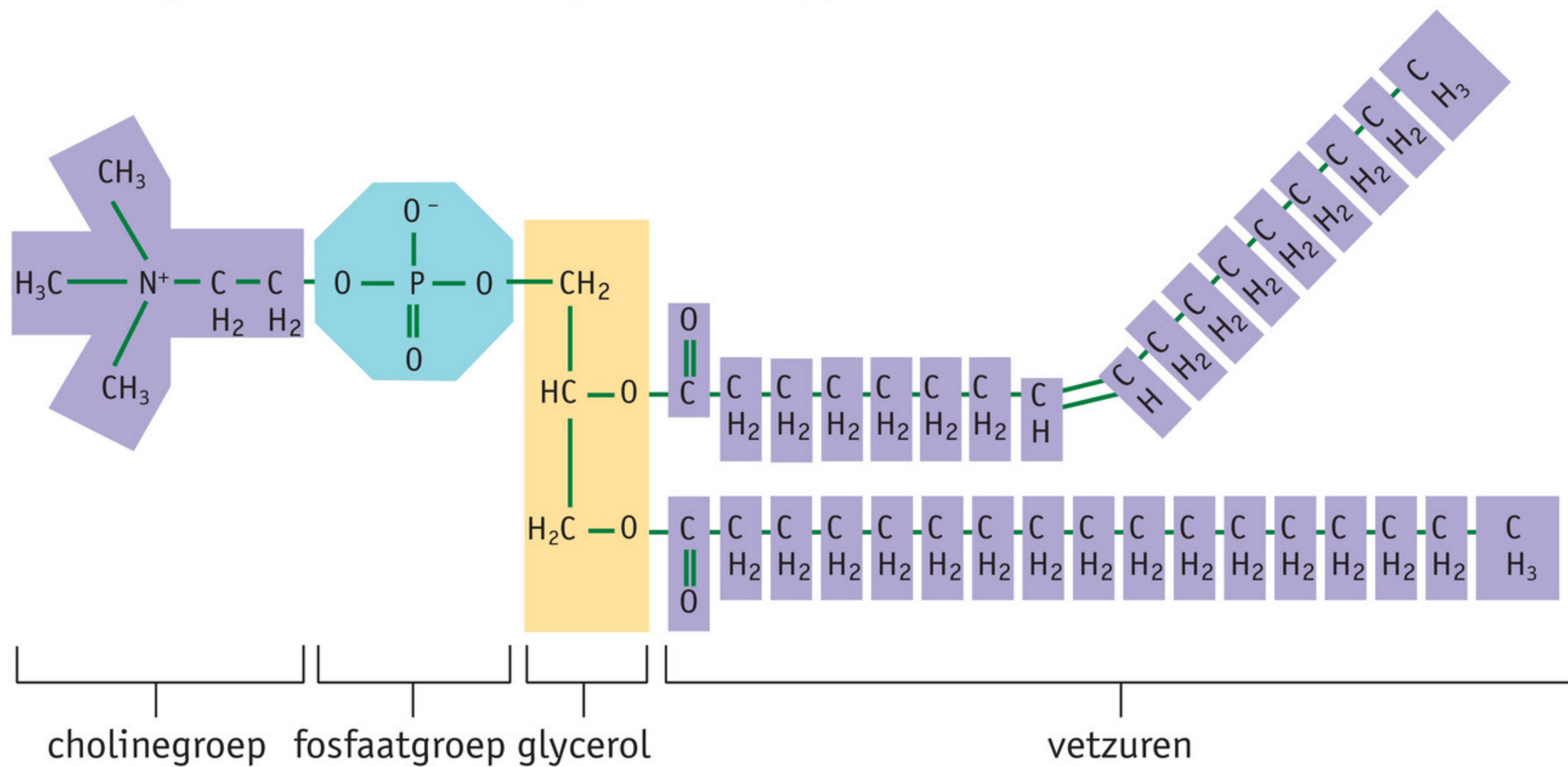
1 structuurformule



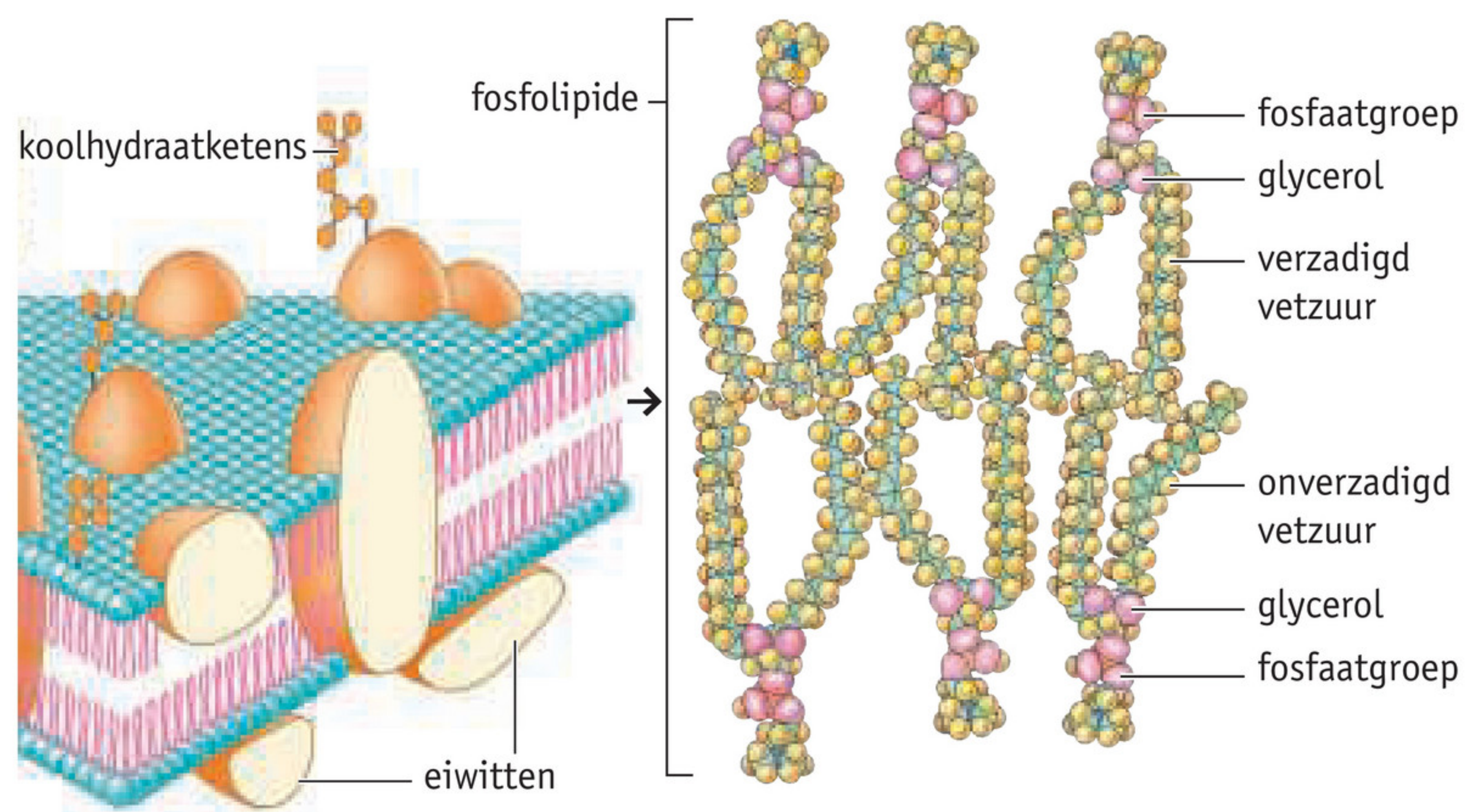
2 ruimtelijke vorm

Membranen bestaan grotendeels uit **fosfolipiden**. Bij fosfolipiden is één vetzuur vervangen door een fosfaatgroep (zie afbeelding 47). De fosfaatgroep wordt aangeduid met P_i , zoals bij ATP. Fosfolipiden hebben een hydrofobe vetzuurstaart en een hydrofiele fosfaatgroep, waaraan nog andere polaire groepen gebonden kunnen zijn. Hierdoor vormen de fosfolipiden een dubbele laag moleculen, met de hydrofiele fosfaatgroepen aan de buitenzijde en de hydrofobe vetzuurstaarten naar elkaar toe aan de binnenzijde (zie afbeelding 48). Door de knikken in de onverzadigde vetzuren ontstaat een onregelmatige bouw, waardoor een membraan erg plooibaar is.

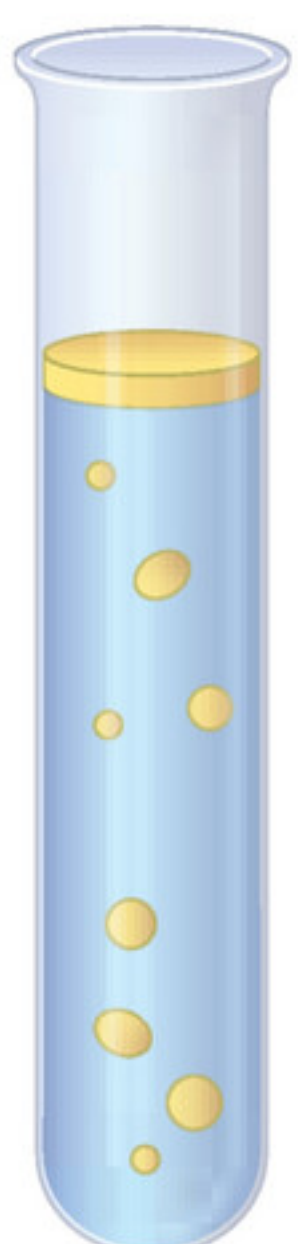
▼ **Afb. 47** Structuur van een fosfolipide.



► **Afb. 48** Opbouw van een membraan uit fosfolipiden.



▼ **Afb. 49** Een mengsel van olie en water (geschud).



opdrachten

- 43 Noteer twee verschillen in molecuulbouw tussen een verzadigd vetzuur en een onverzadigd vetzuur.
- 44 Als in een triglyceride het derde vetzuur wordt vervangen door een fosfaatgroep, veranderen de fysische eigenschappen van het lipide ingrijpend. Leg dat uit.
- 45 Een mengsel van olie en water wordt geschud, waardoor de olie druppels in het water vormt (zie afbeelding 49). Vervolgens wordt een vetzuur toegevoegd, waarna het mengsel opnieuw wordt geschud. Waar zullen de vetzuurmoleculen zich in dit mengsel bevinden? Leg je antwoord uit.

CONTEXT

Beroep

Bouwstenen van evolutie

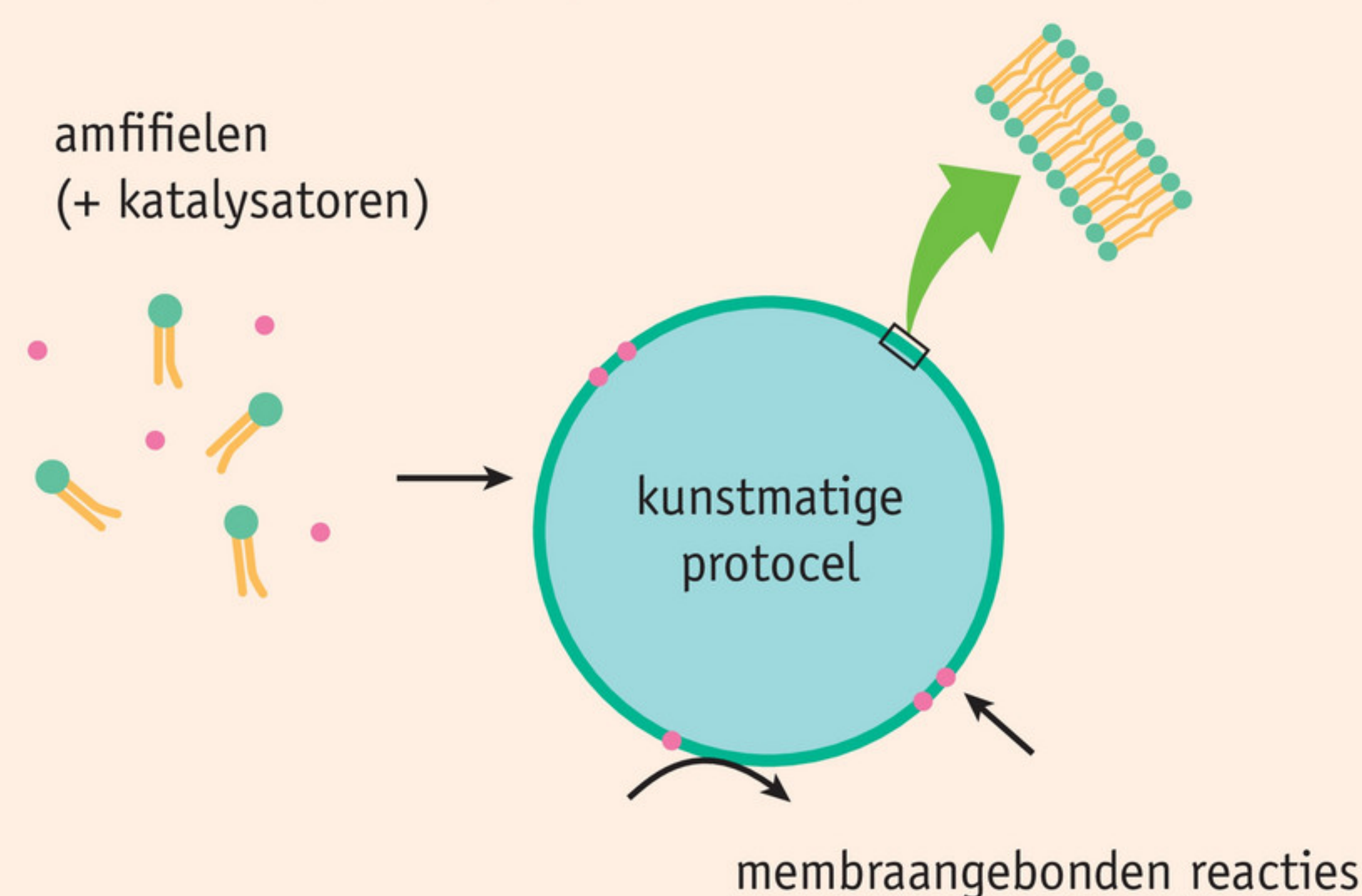
Al bij het verschijnen van *On the origin of species* vroegen onderzoekers zich af hoe leven kon ontstaan uit een levenloze chemische oersoep. Daar moet wel een chemische evolutie aan vooraf zijn gegaan.

Sijbren Otto is hoogleraar *Systems Chemistry* aan de Rijksuniversiteit Groningen. Hij werkt aan chemische evolutie: 'Dat begon met een toevallige ontdekking. We vonden kleine eiwitten die uit zichzelf ringetjes konden vormen, en die ringetjes vormden weer stapeltjes.' Door verschillende bouwstenen aan te bieden aan de groeiende stapeltjes, ontstonden nieuwe typen moleculen met verschillende combinaties van bouwstenen. Dit lijkt op het ontstaan van nieuwe soorten, maar dan op moleculair niveau.

In het vakgebied *Systems Chemistry* onderzoek je mengsels van moleculen die (emergente) eigenschappen vertonen die ook bij organismen voorkomen. Amfifiele moleculen hebben een hydrofiele en een lipofiele kant en vormen in water spontaan een dubbelmembraan. Met behulp van amfifiele en katalytische moleculen (enzymen) maken onderzoekers bijvoorbeeld blaasjes met een reactief oppervlak en een intern milieu dat verschilt van het externe milieu (zie afbeelding 50). De uitdaging is om uit chemische mengsels uiteindelijk levende cellen te creëren.

Bronnen: www.otto-lab.com en P. Walde et al., *Emergent properties arising from the assembly of amphiphiles* (2014).

► **Afb. 50** Een kunstmatige protocel, ontstaan uit een chemisch mengsel.



opdrachten

- 46** Zelfreplicatie van cellen is een samenspel van ingewikkelde moleculen DNA en eiwitten met katalytische werking.
- Waarom moet hieraan wel een chemische evolutie zijn voorafgegaan?
 - Een voorwaarde voor het creëren van levende cellen is dat de informatievoorziening en de energievoorziening in de cel geregeld zijn. Welke twee moleculen evolueerden in cellen ten behoeve van deze functies?
- 47** Zou jij in het vakgebied *Systems Chemistry* willen werken? Leg uit waarom wel of niet.
- 48 a** Vind je het wenselijk om kunstmatig leven te creëren? Licht je antwoord toe met een biologisch of een ethisch argument.
- Geef ook een biologisch of ethisch argument tegen jouw standpunt.
 - Bespreek de argumenten in een groepje van vier klasgenoten. Presenteer het standpunt van je groepje voor de klas.

Leerdoelen

- Je kunt de aerobe dissimilatie van glucose beschrijven.
- Je kunt de anaerobe dissimilatie van glucose beschrijven.
- Je kunt de dissimilatie van eiwitten en vetten beschrijven.

5 Dissimilatie

Geen enkel levend wezen kan zonder energie. Energie om stoffen op te nemen, te groeien, te bewegen of voort te planten. Die energie is vaak afkomstig van opgenomen of opgeslagen energierijke stoffen.

AEROBE DISSIMILATIE

Bij dissimilatie (afbraak) van organische stoffen komt de energie die bij assimilatie (opbouw) is vastgelegd, weer beschikbaar. De belangrijkste brandstof in de cellen is glucose. Dissimilatie van glucose met zuurstof noem je aerobe dissimilatie of **verbranding**. Behalve glucose kunnen ook vetten en eiwitten worden verbrand.

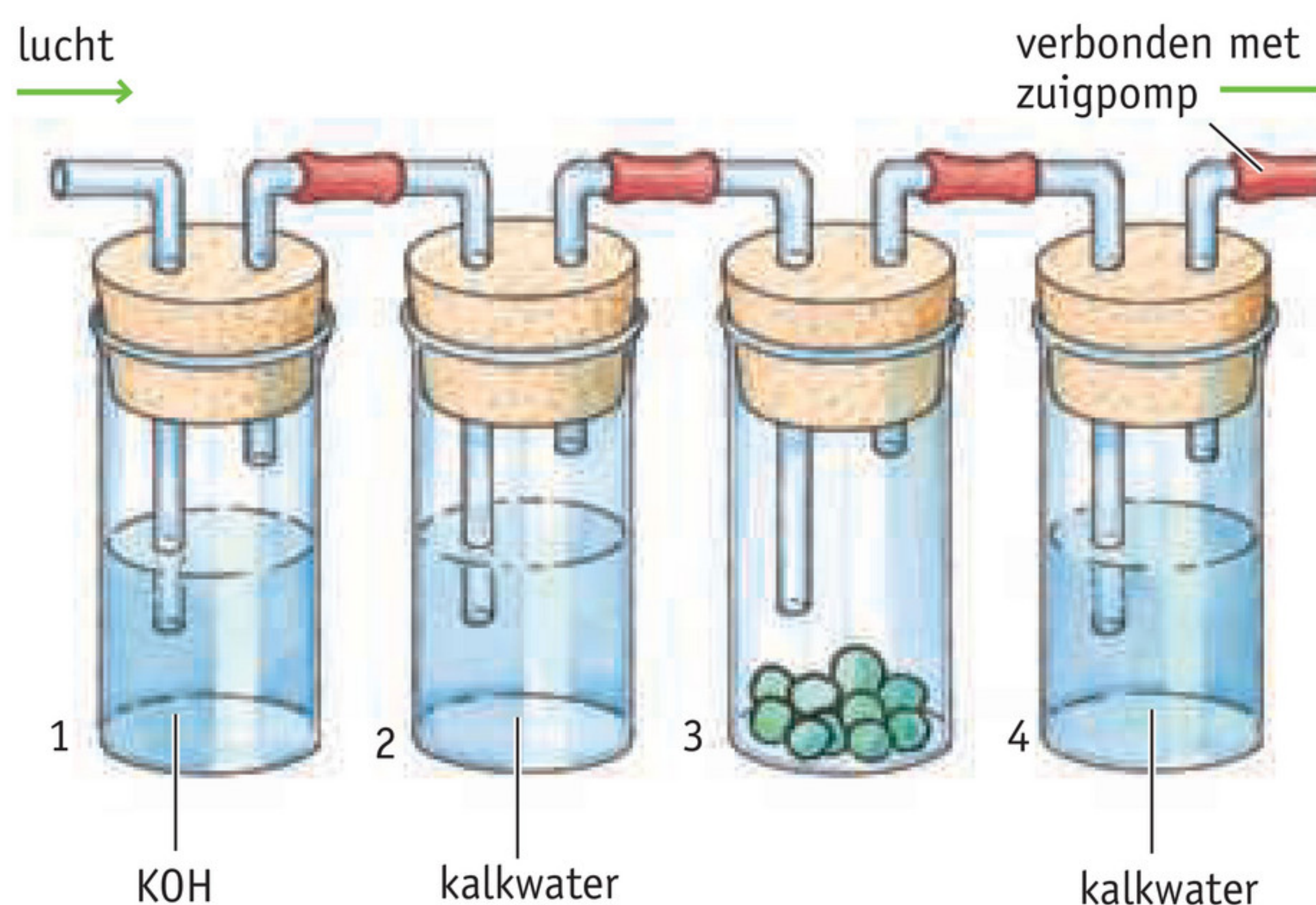


► PRACTICUMOPDRACHT 5

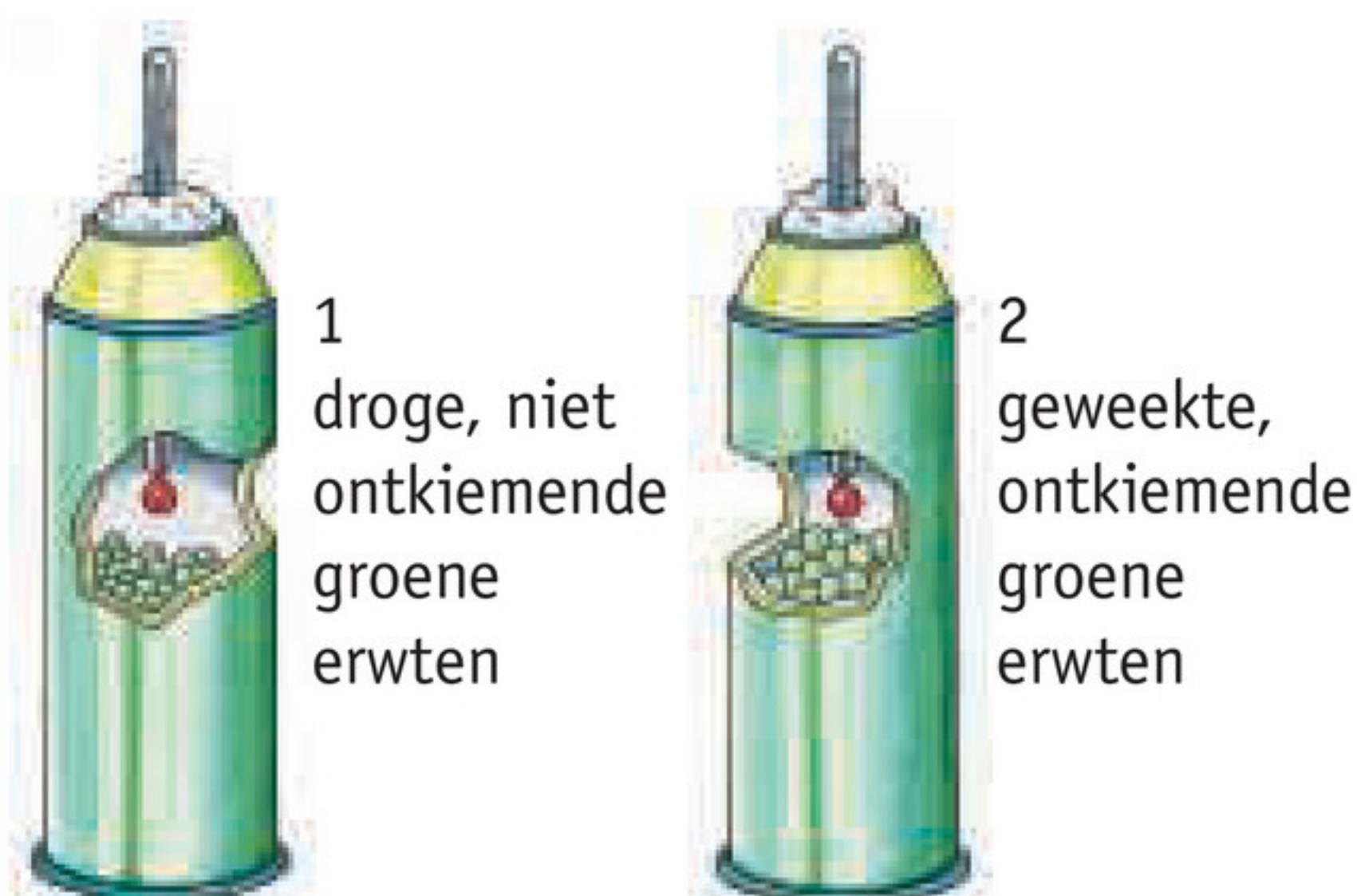
opdrachten

- 49 Kalkwater is een indicator voor koolstofdioxide. Koolstofdioxide maakt helder kalkwater troebel. In afbeelding 51 is een proefopstelling weergegeven. De kaliumhydroxideoplossing (KOH-oplossing) in buis 1 haalt alle koolstofdioxide uit de lucht. In buis 2 en 4 zit helder kalkwater. In buis 3 zitten kiemende erwten. Buis 4 is verbonden met een pomp die lucht aanzuigt.
- Zal het kalkwater in buis 2 troebel worden? Leg je antwoord uit.
 - Zal het kalkwater in buis 4 troebel worden? Leg je antwoord uit.
 - Wat is de functie van buis 2 in deze opstelling?

► **Afb. 51** Proefopstelling koolstofdioxide.



▼ **Afb. 52** Proefopstelling temperatuur.



- 50 In twee thermosflessen wordt de temperatuur gemeten bij droge en geweekte erwten (zie afbeelding 52). De flessen worden afgesloten met watten. De thermometers zijn tussen de watten vastgeklemd zodanig dat de schaalverdeling nog afleesbaar is.
- Waarom worden de flessen afgesloten met watten?
 - In welke thermosfles is na twee dagen de temperatuur gestegen?
 - Verklaar de temperatuurstijging. Gebruik de term 'aerobe dissimilatie'.

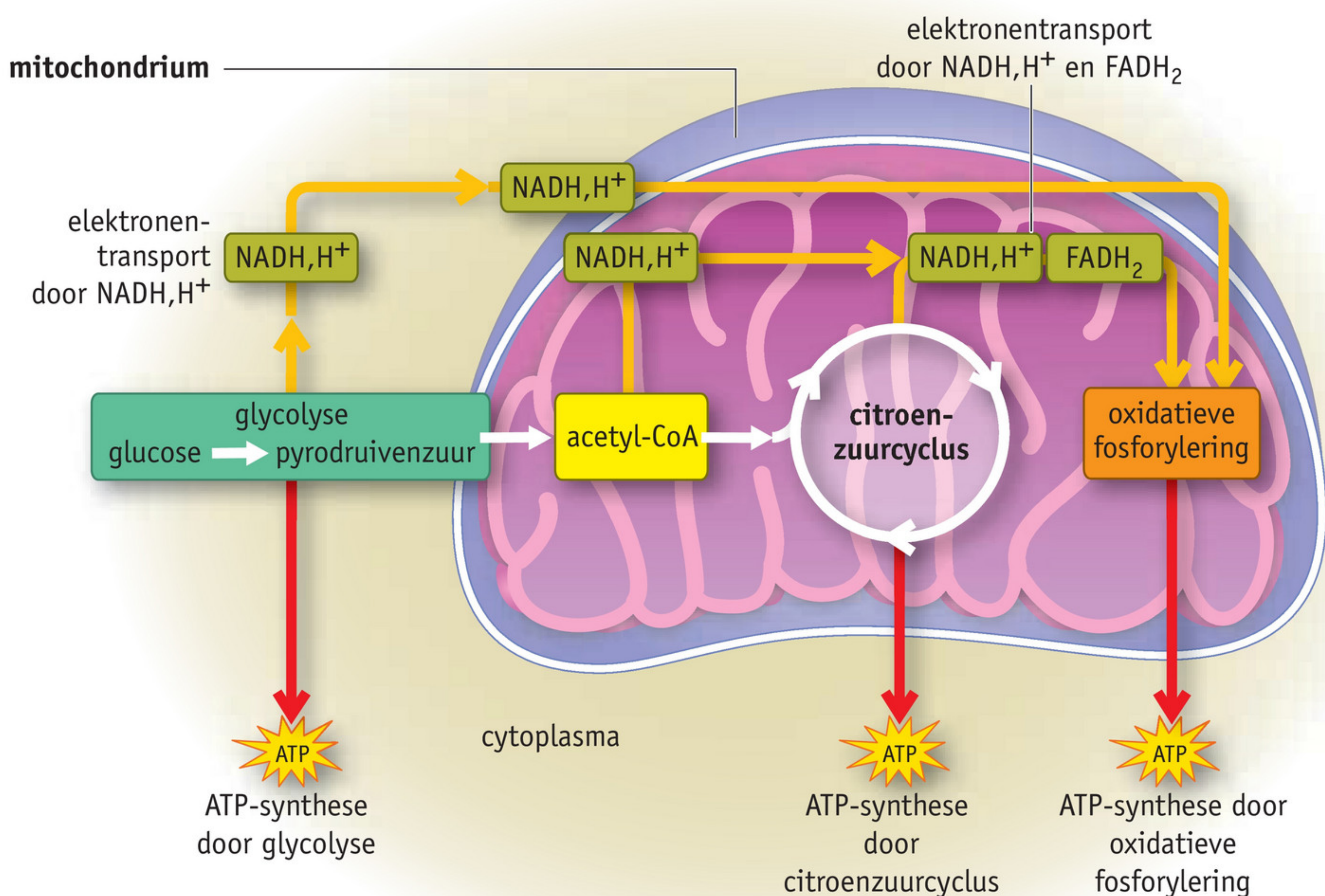
AEROBE DISSIMILATIE VAN GLUCOSE

In de cellen van eukaryoten wordt de energie van één glucosemolecuul omgezet in ongeveer dertig ATP-moleculen. De aerobe dissimilatie van glucose begint in het cytoplasma en wordt voortgezet en afgerond in de mitochondriën.

Bij de aerobe dissimilatie van glucose zijn vier stappen te onderscheiden (zie afbeelding 53):

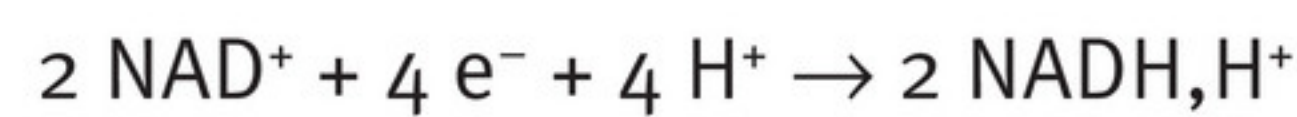
- 1 De **glycolyse**. Hierbij wordt een glucosemolecuul in twee delen gesplitst, waardoor twee moleculen pyrodruivenzuur ($C_3H_4O_3$) ontstaan. De glycolyse vindt plaats in het cytoplasma en verloopt anaeroob. Pyrodruivenzuur wordt opgenomen in de mitochondriën en verder verwerkt. Voor het passeren van de mitochondriummembranen is energie nodig.
- 2 De anaerobe vorming van **acetyl-co-enzym A** (acetyl-CoA) door binding van een molecuul pyrodruivenzuur aan co-enzym A. Daarbij splitst een molecuul koolstofdioxide af (**decarboxylering**). Als de acetylgroep de citroenzuurcyclus in gaat, wordt, door binding met oxaalazijnzuur, citroenzuur gevormd.
- 3 De **citraenzuurcyclus**, ook wel naar de ontdekker **krebscyclus** genoemd. De citroenzuurmoleculen worden verder afgebroken tot CO_2 -moleculen en energierijke elektronen, die worden opgenomen door energiedragermoleculen. De citroenzuurcyclus verloopt anaeroob.
- 4 De **oxidatieve fosforylering**. Hierbij staan de energierijke elektronen in $NADH, H^+$ en $FADH_2$ hun energie geleidelijk af aan de binnenmembranen van de mitochondriën voor de synthese van ATP. Dit is het aerobe deel van de dissimilatie van glucose. Energiearme elektronen en waterstofionen worden uiteindelijk gebonden aan zuurstof.

▼ **Afb. 53** Overzichtsschema van de aerobe dissimilatie van glucose.



GLYCOLYSE

De aerobe dissimilatie van glucose start met twee fosforyleringsstappen (binding van fosfaatgroepen) waarbij fructose-1,6-difosfaat wordt gevormd. Per glucosemolecuul is hiervoor de energie nodig van twee ATP-moleculen. De ATP-moleculen leveren ook de benodigde fosfaatgroepen (P_i) voor het difosfaat. Een glucosemolecuul bevat zes koolstofatomen. Bij de glycolyse wordt glucose in een reactieketen van negen stappen gesplitst in twee moleculen pyrodruivenzuur, die elk drie koolstofatomen lang zijn. Dat levert bruto vier ATP-moleculen op, vier energierijke elektronen en vier waterstofionen. De elektronen en waterstofionen worden opgenomen door twee energiedragermoleculen NAD^+ en als $NADH, H^+$ naar de binnenmembranen van de mitochondriën getransporteerd.



De energierijke bindingen van $NADH, H^+$ kunnen worden gebruikt bij de oxidatieve fosforylering voor de vorming van ATP.

opdrachten

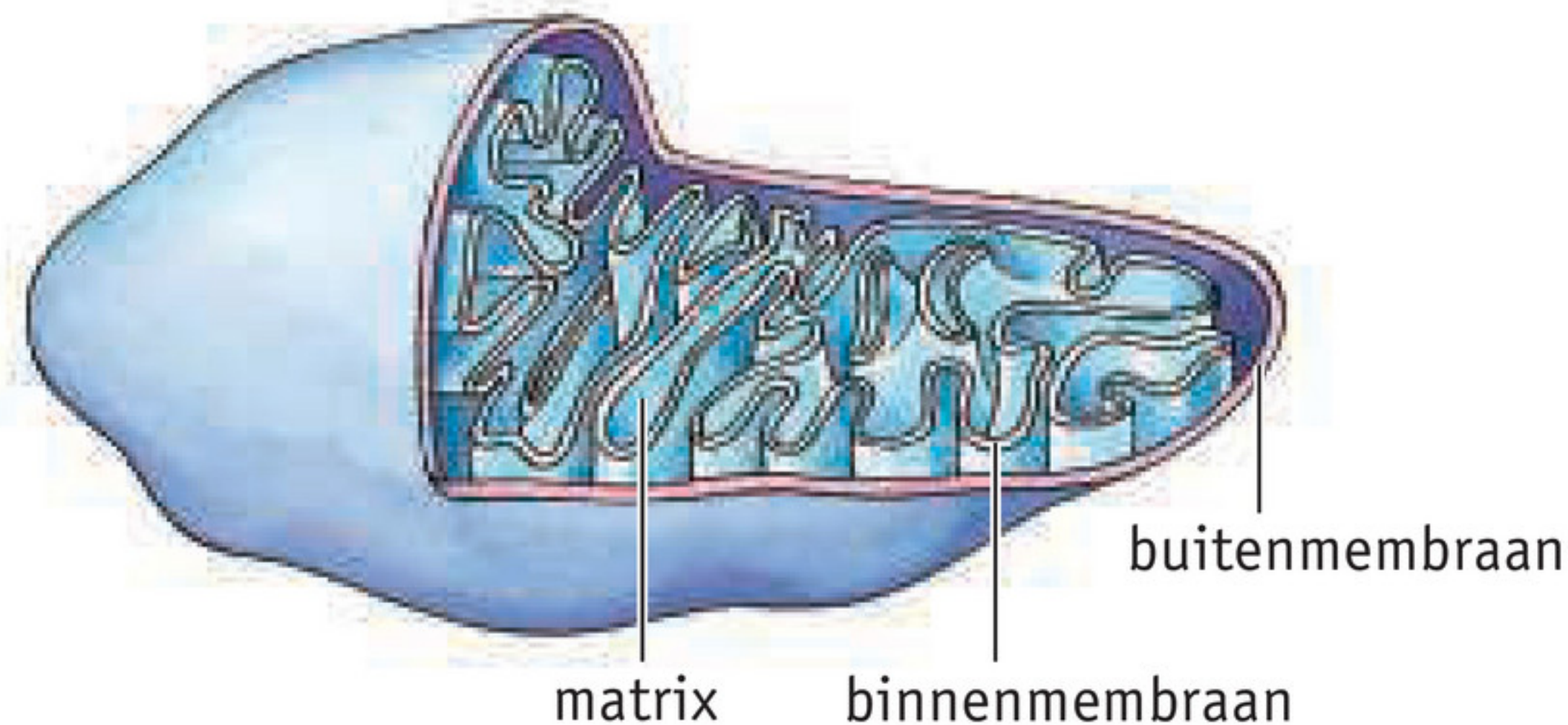
Gebruik de tabel over glycolyse (dissimilatie) in je **Binas** (tabel 68B).

- 51 a Wat is bij de glycolyse de netto-opbrengst aan ATP-moleculen per glucosemolecuul?
 b Hoeveel moleculen $NADH, H^+$ ontstaan er per glucosemolecuul bij de glycolyse?
- 52 Welk verschil in functie bestaat er tussen een NAD^+ -molecuul en een $NADP^+$ -molecuul?

ACETYL-CO-ENZYM A EN CITROENZUURCYCLUS

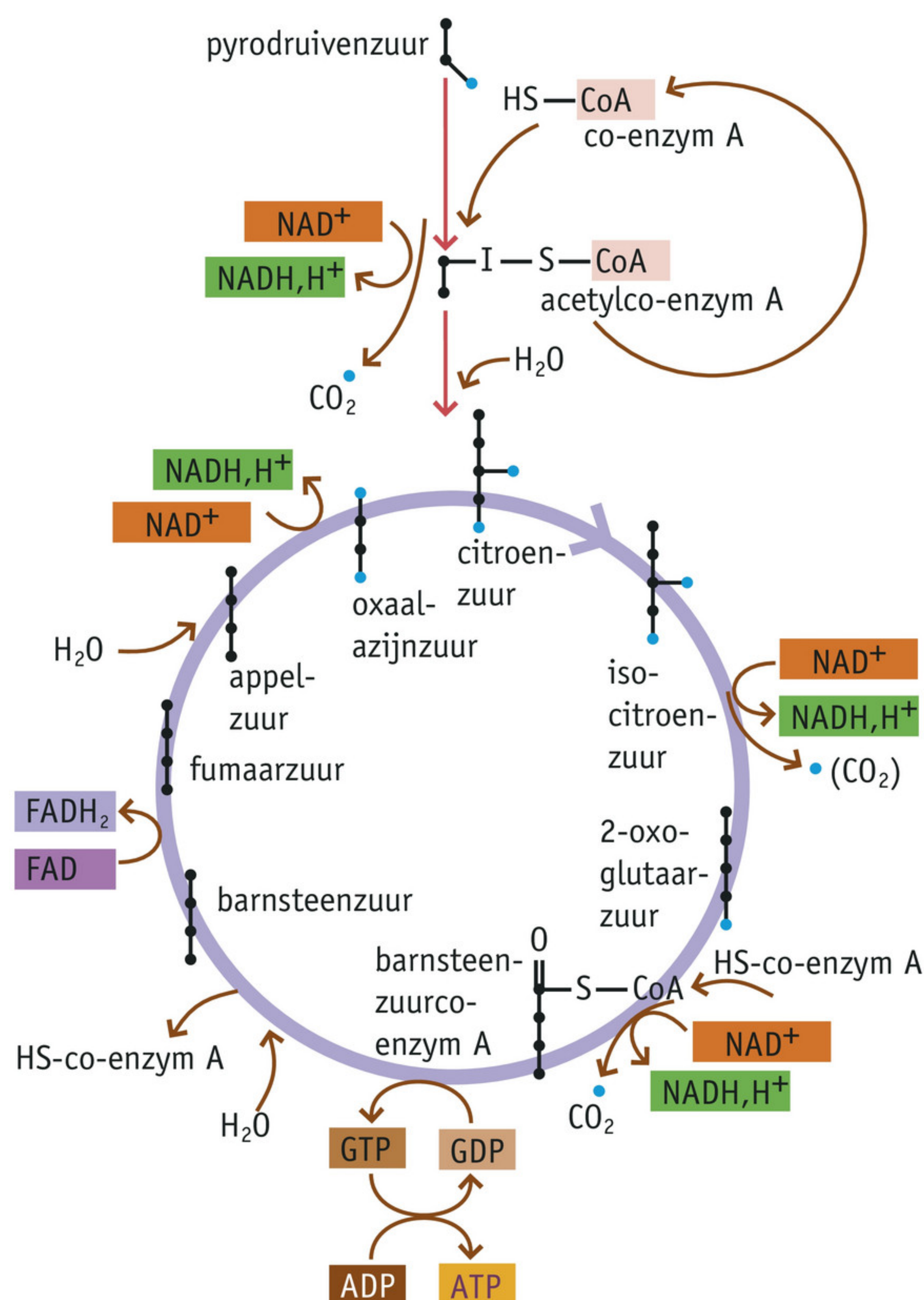
De vorming van acetyl-co-enzym A (acetyl-CoA) en de citroenzuurcyclus vinden plaats in de **matrix**. Dit is de vloeistof die wordt omsloten door het binnenmembraan van de mitochondriën (zie afbeelding 54). Voor de dissimilatie van één glucosemolecuul vinden alle reacties twee keer plaats. Bij de binding van elk pyrodruivenzuurmolecuul aan co-enzym A tot acetyl-CoA ontstaan een molecuul CO_2 (decarboxylering) en een molecuul $NADH, H^+$.

► Afb. 54 Een mitochondrium.



De resterende acetylgroep met twee C-atomen wordt opgenomen in de citroenzuurcyclus, waarbij citroenzuur ontstaat (zie afbeelding 55). Co-enzym A komt weer beschikbaar om het volgende molecuul pyrodruivenzuur te binden. Behalve NAD^+ fungeert in de citroenzuurcyclus ook **FAD** (flavine adenine dinucleotide) één keer als energiedrager. Verder wordt chemische energie vastgelegd in een molecuul GTP (guanosinetrifosfaat). Dit molecuul wordt gevormd uit GDP en P_i , op dezelfde manier als een ATP-molecuul wordt gevormd uit ADP en P_i . De energie van een GTP-molecuul kan ook worden overgedragen op een ATP-molecuul. In de citroenzuurcyclus worden watermoleculen opgenomen.

► **Afb. 55** Schema van de vorming van acetyl-CoA en de citroenzuurcyclus.



Legenda:

- C-atoom
- C-atomen die het proces (gaan) verlaten als CO_2 (decarboxylering)

opdracht

- 53 In afbeelding 55 zijn de afgegeven en opgenomen moleculen aangegeven per molecuul pyrodruivenzuur.
- a Bij de vorming van acetyl-CoA en in de citroenzuurcyclus ontstaat koolstofdioxide. Hoeveel koolstofdioxidemoleculen ontstaan er in totaal bij de dissimilatie van één molecuul pyrodruivenzuur?
 - b Hoeveel watermoleculen worden er opgenomen in één cyclus?

- c Als de aerobe dissimilatie van één glucosemolecuul is gevorderd tot aan het eind van de citroenzuurcyclus, bevindt de chemische energie uit het glucosemolecuul zich in een aantal energierijke moleculen: ATP, NADH, H⁺ en FADH₂.

Maak samen met je buurman/-vrouw een overzichtelijke tabel waarin je, per glucosemolecuul, de volgende informatie verwerkt:

- Hoeveel watermoleculen zijn opgenomen in de citroenzuurcyclus?
- Hoeveel moleculen ATP, NADH, H⁺, FADH₂ en CO₂ zijn er ontstaan?
- Hoeveel H-atomen komen bij elke stap beschikbaar voor de oxidatieve fosforylering?
- Geef ook aan of de moleculen zijn ontstaan bij de glycolyse, bij de vorming van acetyl-CoA of in de citroenzuurcyclus.

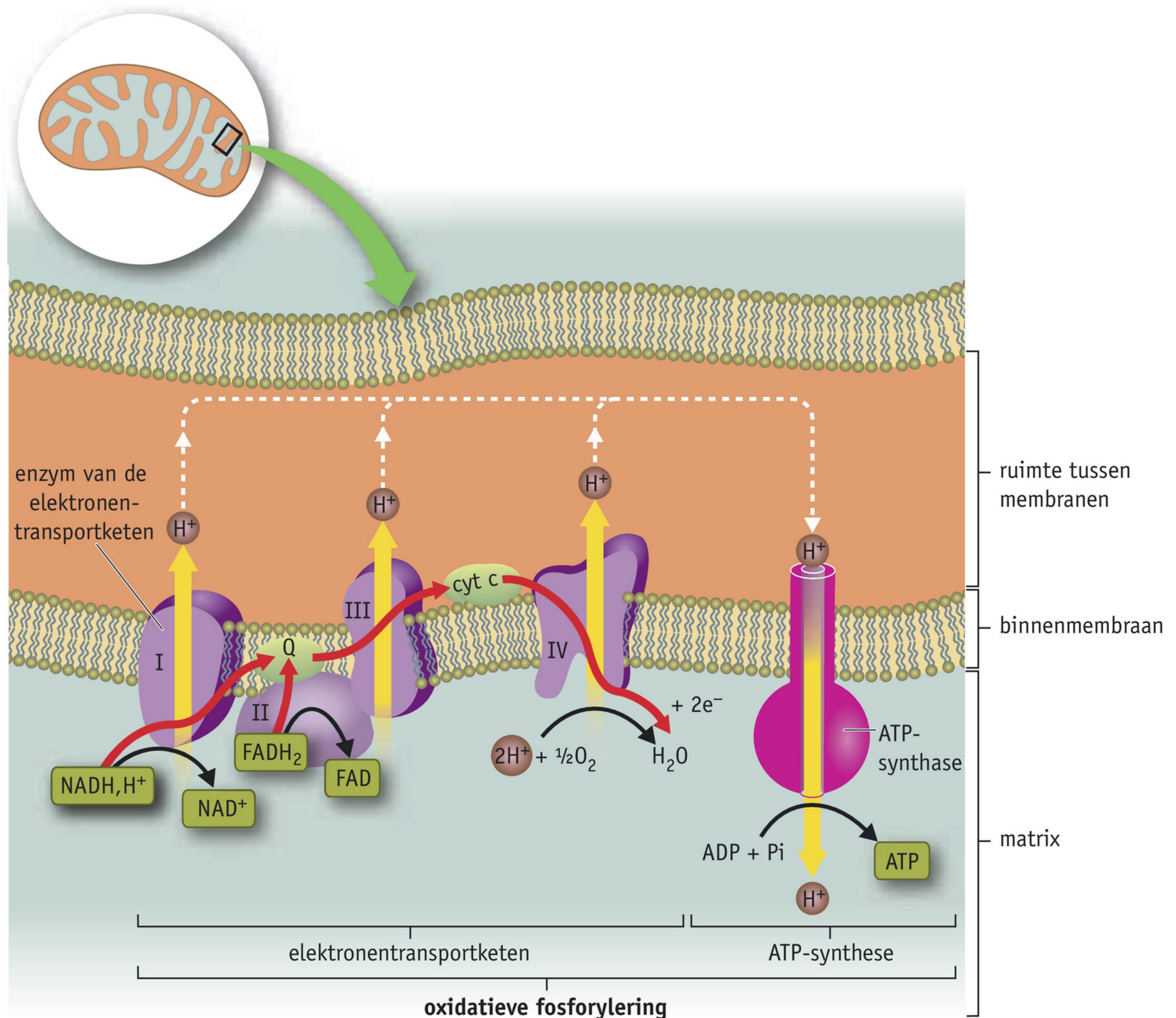
- d Wat heb je geleerd van het maken van de tabel?

OXIDATIEVE FOSFORYLERING

De moleculen NADH, H⁺ en FADH₂ die ontstaan bij de glycolyse en bij de citroenzuurcyclus, bevatten energierijke elektronen. Deze elektronen worden in een keten van reacties doorgegeven aan verschillende elektronenacceptoren die achter elkaar liggen in het binnenmembraan van de mitochondriën (zie afbeelding 56).

Daarom wordt deze reactieketen ook wel de **elektronentransportketen** genoemd.

▼ Afb. 56 De oxidatieve fosforylering.



Bij elke overdracht verliezen de elektronen een beetje van hun energie, die wordt gebruikt om H^+ -ionen actief door het binnenste membraan van het mitochondrium naar de vloeistof tussen binnen- en buitenmembraan te transporteren. Het concentratieverschil dat hierdoor aan weerszijden van het binnenmembraan ontstaat, wordt met behulp van het enzym ATP-synthase benut als energiebron voor de synthese van ATP. Op het laatst, als de elektronen vrijwel al hun energie hebben afgegeven, reageren ze met zuurstof (samen met H^+ -ionen). Zuurstof is dus de laatste elektronenacceptor van de oxidatieve fosforylering. De elektronen raken hierbij het laatste beetje energie kwijt in de vorm van warmte. De elektronen komen uiteindelijk terecht in het watermolecuul dat ontstaat bij de reactie met zuurstof en H^+ -ionen.

ENERGIEOPBRENGST

Bij de oxidatieve fosforylering kunnen per $NADH, H^+$ -molecuul 3 ATP-moleculen ontstaan en per $FADH_2$ -molecuul 2 ATP-moleculen. Per glucosemolecuul ontstaan 10 $NADH, H^+$ -moleculen en 2 $FADH_2$ -moleculen. Hieruit kunnen 34 ATP-moleculen ontstaan. Samen met de 4 ATP-moleculen uit de glycolyse en de citroenzuurcyclus kunnen er bij de aerobe dissimilatie maximaal 38 ATP-moleculen ontstaan. In werkelijkheid wordt dit maximum niet gehaald. Er is bijvoorbeeld energie nodig voor het transport van pyrodruivenzuur en van elektronen vanuit het cytoplasma naar de matrix van het mitochondrium en voor het transport van ATP vanuit de mitochondriën naar het cytoplasma. Daarom is 30 tot 32 ATP-moleculen per molecuul glucose een redelijke schatting van de opbrengst van de aerobe dissimilatie.

opdrachten

Gebruik bij deze opdrachten afbeelding 56.

- 54 a** Leg uit dat bij afbeelding 56 sprake is van fosforylering.
b Een gedeelte van de energie uit glucose wordt niet omgezet in ATP. Welke vorm van energie ontstaat naast ATP nog meer?
- 55 a** Hoeveel watermoleculen zijn per glucosemolecuul opgenomen bij de citroenzuurcyclus?
b Hoeveel watermoleculen ontstaan bij de oxidatieve fosforylering uit de energierijke elektronen en de waterstofionen afkomstig van de dissimilatie van één glucosemolecuul?
c Geef de brutoreactievergelijking van de aerobe dissimilatie van glucose. Neem hierin zowel de watermoleculen van opdracht 55a als die van opdracht 55b op.
- 56** Bij een experiment wordt glucose gebruikt waarvan de zuurstof radioactief is.
a In welke stof kan na de aerobe dissimilatie radioactiviteit worden aangetoond? Leg je antwoord uit.
b In welke stof kan radioactiviteit worden aangetoond als glucose wordt gebruikt waarvan de waterstof radioactief is? Leg je antwoord uit.
- 57** Tussen de mitochondriën en het omringende cytoplasma vindt uitwisseling van stoffen plaats. Enkele stoffen die in het cytoplasma voorkomen, zijn zuurstof, koolstofdioxide en water.
 Van welke van deze stoffen zullen er per tijdseenheid meer zuurstofatomen een mitochondrium in gaan dan eruit gaan? Leg je antwoord uit.

- 58 De verbrandingswarmte van een mol glucose bedraagt 2816 kJ. Voor de vorming van een mol ATP is (afgerond) 31 kJ nodig.
- Bereken hoeveel procent van de energie die bij de aerobe dissimilatie van glucose beschikbaar komt, maximaal in ATP wordt vastgelegd.
 - Energiedranken bevatten ongeveer 10 g suiker per 100 mL. Bereken hoeveel gram ATP in je lichaam kan worden gevormd uit 100 mL energiedrank. Ga ervan uit dat alle suikers uit energiedrank in de cellen worden omgezet in ATP, dat de molecuulformule voor suiker $C_6H_{12}O_6$ is en die voor ATP $C_{10}H_{16}N_5O_{13}P_3$ (zie basisstof 1). Gebruik bij deze opdracht je **Binas** (tabel 99).
- 59 Ook bij de glycolyse vindt fosforylering plaats.
- Waarom wordt de fosforylering van afbeelding 56 oxidatief genoemd, en die van de glycolyse niet?
 - Het proces van fotofosforylering bij de fotosynthese lijkt op de oxidatieve fosforylering. Noem een overeenkomst en twee verschillen tussen de fotofosforylering en de oxidatieve fosforylering.
 - Fosforylering (geldt zowel voor foto- als voor oxidatieve fosforylering) is een voorbeeld van chemiosmose. Leg dat uit.

ANAEROBE DISSIMILATIE VAN GLUCOSE

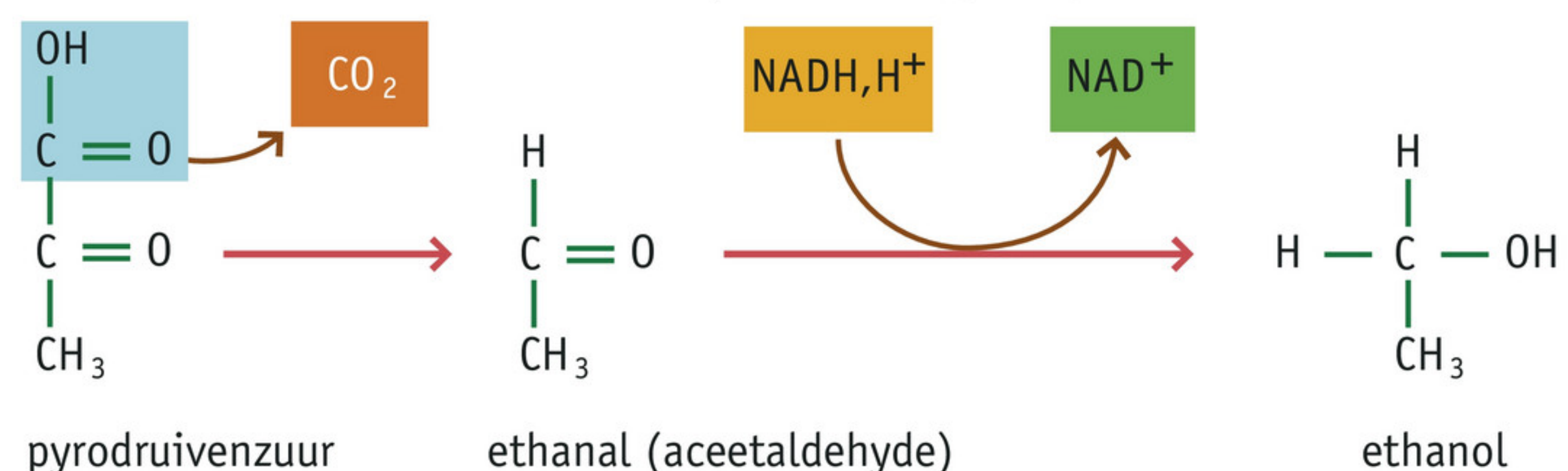
De anaerobe dissimilatie van glucose wordt meestal **gisting** genoemd. Gisten en melkzuurbacteriën verkrijgen onder anaerobe omstandigheden hun energie door gisting.

Bij gisting verkrijgen organismen alleen ATP uit de glycolyse. Bij de glycolyse ontstaan per glucosemolecuul twee moleculen pyrodruivenzuur en netto twee ATP-moleculen. Voor heterotrofe soorten die slechts weinig energie nodig hebben en beschikken over een grote hoeveelheid voedsel, is dit voldoende om te overleven.

Bij de glycolyse worden elektronen overgedragen aan de energiedrager NAD^+ , waarbij $NADH, H^+$ ontstaat. Als er geen NAD^+ wordt teruggevormd, zal de gisting snel stoppen. Cellen die hun energie door gisting verkrijgen, moeten $NADH, H^+$ omzetten in NAD^+ . Dit kan gebeuren door de vorming van ethanol of van melkzuur uit pyrodruivenzuur.

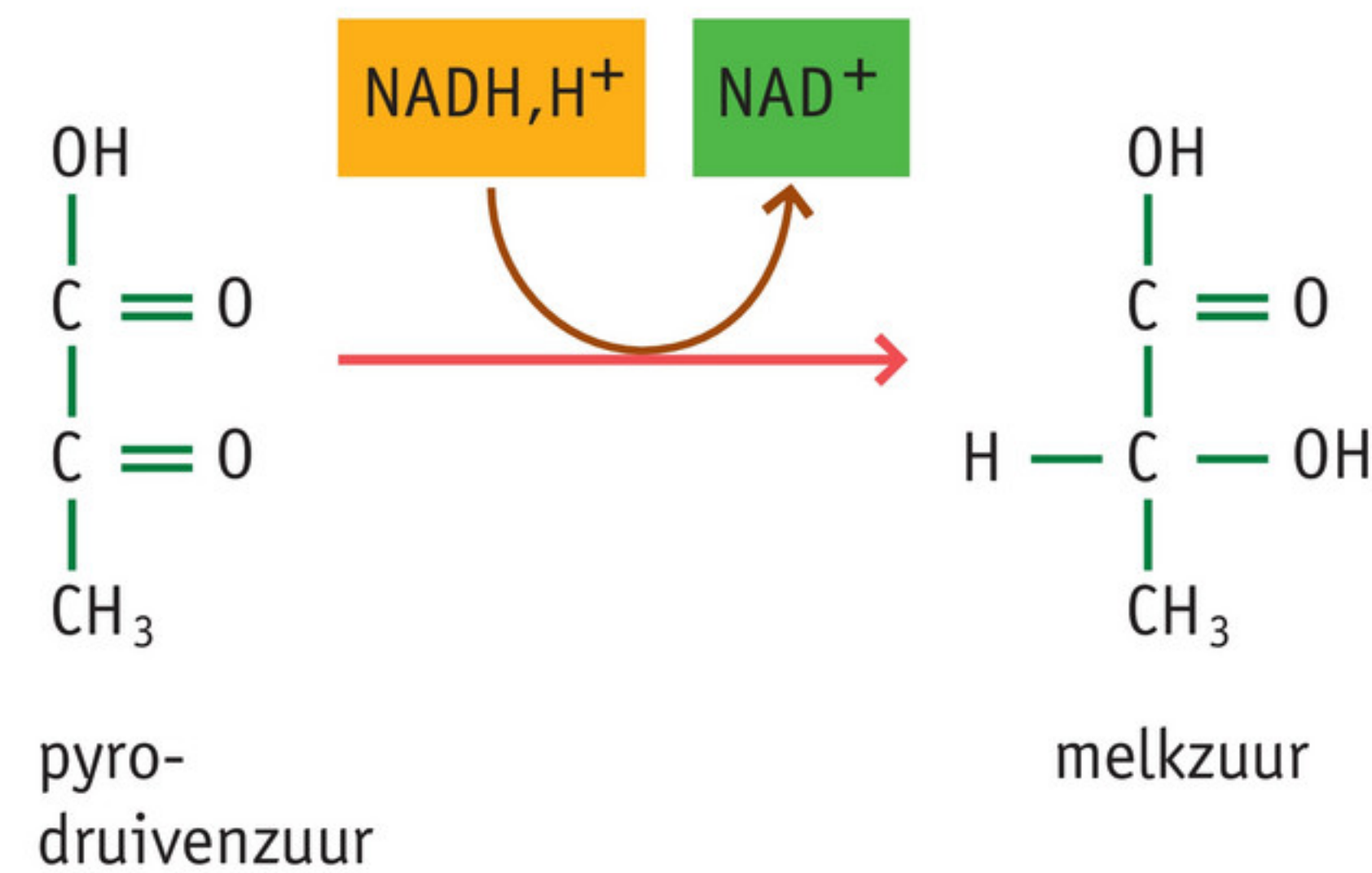
Gisten zetten, na glycolyse, pyrodruivenzuur om in CO_2 en ethanol (C_2H_5OH , een alcohol). Deze vorm van anaerobe dissimilatie van glucose wordt **alcoholgisting** genoemd (zie afbeelding 57). Eerst wordt een van de drie koolstofatomen van pyrodruivenzuur afgesplitst, waarbij koolstofdioxide en ethanal ontstaan. Daarna vindt een reactie plaats waarbij ethanal en $NADH, H^+$ worden omgezet in ethanol en NAD^+ . Bij de bereiding van bier, wijn en brood vindt alcoholgisting plaats. De gasbelletjes in bier en in mousserende wijn (bijvoorbeeld champagne) bevatten koolstofdioxide dat is ontstaan bij de alcoholgisting.

► **Afb. 57** Alcoholgisting.



Melkzuurbacteriën zetten, na glycolyse, pyrodruivenzuur om in **melkzuur** ($C_3H_6O_3$). Bij deze reactie wordt $NADH, H^+$ omgezet in NAD^+ (zie afbeelding 58). Deze vorm van anaerobe dissimilatie van glucose wordt **melkzuurgisting** genoemd. Melkzuurbacteriën worden onder andere gebruikt bij de productie van kaas, yoghurt en zuurkool. Melkzuurgisting leidt tot verzuring van voedingsproducten.

► **Afb. 58** Melkzuurgisting.



Ook bij veel dieren en bij mensen kan door melkzuurgisting verzuring ontstaan, vooral in de spieren. Dit gebeurt als er meer energie nodig is dan de aerobe dissimilatie kan leveren, bijvoorbeeld bij sporters die een eindsprint inzetten. Door zuurstoftekort in de spieren stagneert dan de oxidatieve fosforylering. Doordat glycolyse weinig ATP oplevert per glucosemolecuul, wordt er in korte tijd veel glucose omgezet in pyrodruivenzuur. De vier waterstofatomen die per glucosemolecuul ontstaan, worden opgenomen door NAD^+ . Pyrodruivenzuur en $NADH, H^+$ accumuleren in het cytoplasma. Door de omzetting van pyrodruivenzuur en $NADH, H^+$ in melkzuur komt NAD^+ weer beschikbaar voor de opname van waterstofatomen. Melkzuur wordt via de bloedsomloop afgevoerd naar de lever. Daarnaast kunnen de spieren verzuren door de omzetting van veel ATP in ADP. Daarbij ontstaat per omgezet molecuul ATP een molecuul fosforzuur (H_3PO_4). Fosforzuur verliest gemakkelijk waterstofionen, waardoor de H^+ -concentratie toeneemt. Anaerobe dissimilatie en dissimilatie van ATP kunnen zo leiden tot verzuring.

opdrachten

▼ **Afb. 59** Deze sporter komt op adem na een zware wedstrijd.



- 60 Waarom kunnen organismen die hun energie door gisting verkrijgen, $NADH, H^+$ niet op dezelfde manier omzetten in NAD^+ als bij de aerobe dissimilatie?
- 61 Melkzuur ontstaat onder zuurstofarme omstandigheden in grote hoeveelheden in de spieren.
 - a Leg uit dat het voor het lichaam efficiënter is om dit melkzuur in de lever ten koste van ATP weer om te zetten in glucose, dan het via de nieren uit te scheiden.
 - b In het cytoplasma en in de weefselvloeistof van de spieren is een hoeveelheid zuurstof opgelost. Tijdens de 100 m sprint is deze hoeveelheid al na twee tot drie seconden verbruikt. Op welke manieren wordt tijdens de 100 m sprint achtereenvolgens energie omgezet in de spieren?
 - c Na een grote inspanning blijven sporters minuten lang uithijgen (zie afbeelding 59). Leg uit waarvoor dit nodig is.

▼ **Afb. 6o** Wijnvaten met watersloten.



- 62** Wijn kun je maken in een vat of fles met een waterslot (zie afbeelding 6o). Een waterslot laat gasbellen uit het vat ontsnappen, maar laat geen lucht van buitenaf het vat binnenkomen.
- Waarom mag geen lucht van buitenaf het vat binnenkomen?
 - Bij de productie van wijn stopt de alcoholgisting wanneer een alcoholpercentage van 13 tot 14% is bereikt. Waardoor stopt dan het gistingsproces?
- 63** Gewone bakkersgist kan worden gebruikt om glucose en sacharose te vergisten tot de biobrandstof ethanol. Voor die eenvoudige omzetting zijn in de gistcel zo'n twaalf tot vijftien eiwitten nodig. Door het inbouwen van genen uit een schimmel en een melkzuurbacterie maakten onderzoekers aan de TU Delft gistvarianten die ook monosachariden zoals xylose en arabinose uit restafval kunnen omzetten in ethanol. In een fabriek in Iowa in de Verenigde Staten wordt met deze genetisch gemodificeerde gistvariant jaarlijks tachtig miljoen liter ethanol vervaardigd uit maïsafval.
- Wat is de functie van de eiwitten die nodig zijn voor omzetting van glucose en sacharose in ethanol?
 - Het gebruik van gewone bakkersgist kan leiden tot concurrentie tussen voedsel- en brandstofproductie. Bij gebruik van de genetisch gemodificeerde gist is de geproduceerde brandstof wel volledig duurzaam. Leg dat uit.
 - De genetisch gemodificeerde gistvariant is een voorbeeld van 'advanced metabolic engineering'. Zoek op wat hieronder wordt verstaan.
 - Op welke manier zou metabolic engineering een bijdrage kunnen leveren aan een duurzame economie?

AEROBE DISSIMILATIE VAN KOOLHYDRATEN, EIWITTEN EN VETTEN

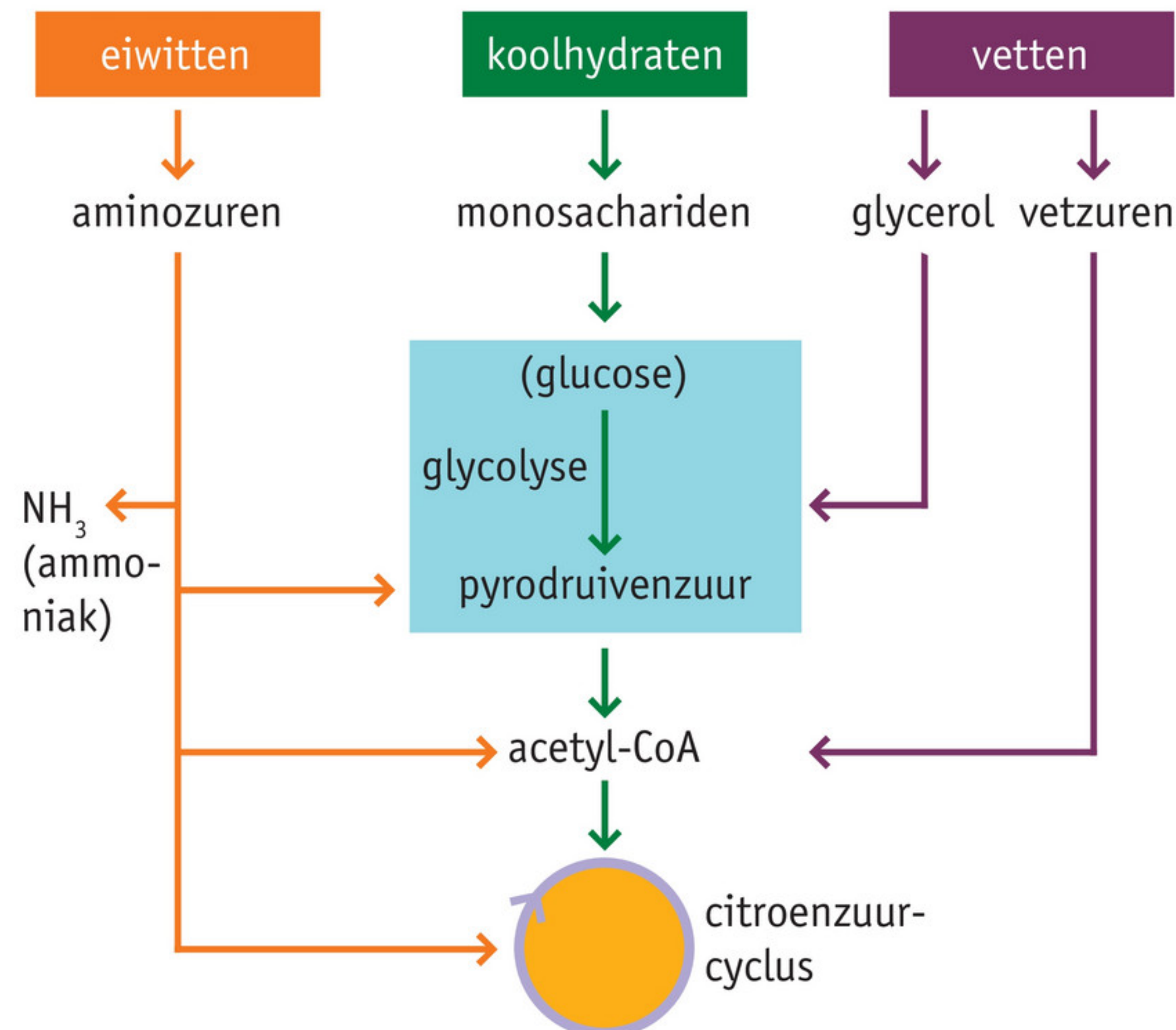
In cellen wordt niet alleen glucose gedissimileerd. Ook andere koolhydraten, eiwitten en vetten worden gedissimileerd.

- Koolhydraten worden eerst omgezet in monosachariden, vooral glucose.
- Eiwitten worden bij de dissimilatie eerst gesplitst in aminozuren. Van de aminozuren wordt de aminogroep afgesplitst en omgezet in ammoniak (NH_3). Bij de dissimilatie van aminozuren kan ook zwavel ontstaan. De overgebleven koolstofketen kan worden omgezet in pyrodruivenzuur, in azijnzuur (zoals acetyl-CoA) of in andere stoffen die in de citroenzuurcyclus verder worden gedissimileerd.
- Vetten worden bij de dissimilatie eerst gesplitst in glycerol en vetzuren. Glycerol kan in cellen worden omgezet in pyrodruivenzuur, dat verder aeroob kan worden gedissimileerd. Als in een cel geen grote behoefte is aan energie, kan glycerol ook worden omgezet in glucose en vervolgens in glycogeen. Dit wordt opgeslagen als energiereserve. Van de vetzuren worden telkens moleculen afgesplitst die twee C-atomen bevatten (C_2 -moleculen). Daarna worden de C_2 -moleculen omgezet in acetyl-CoA, dat kan binnentreden in de citroenzuurcyclus.

Bij de aerobe dissimilatie van vetten komt veel meer energie vrij dan bij de aerobe dissimilatie van koolhydraten of eiwitten. Dit wordt veroorzaakt door het relatief grote aantal waterstofatomen per gram vet.

In afbeelding 61 zijn de verschillende dissimilatiemogelijkheden samengevat.

► **Afb. 61** Dissimilatie van koolhydraten, eiwitten en vetten.



opdrachten

- 64 Welke stoffen leveren bij aerobe dissimilatie per gram het meeste ATP op: koolhydraten, eiwitten of vetten?
- 65 Een mossel hecht zich vast aan de ondergrond en brengt grote delen van zijn leven op dezelfde plaats door. Een mossel slaat in zijn lichaam als energiereserve vooral glycogeen op. Vogels slaan als energiereserve vooral vetten op.
Leg uit dat dit verschil samenhangt met de levenswijze van de dieren.
- 66 Carnitine is een stof die vetzuren door membranen kan transporteren ten behoeve van de dissimilatie.
In welke membranen in cellen zal carnitine zeker voorkomen? Leg je antwoord uit.

CONTEXT

Leefwereld

Fermenteren met smaak

Fermenteren is een veelgebruikte manier om voedsel te verduurzamen (zie afbeelding 62). Melkzuurbacteriën veranderen kool en melk in zuurkool, kaas en yoghurt. Hierdoor blijven rottingsbacteriën buiten de deur.

Het vergisten van suikers in melkzuur of alcohol heet fermenteren. Bier en speciale kaasjes zijn fermentatieproducten. Al deze voedingsmiddelen zijn gemaakt met behulp van bacteriën, gisten of schimmels die ons voedsel lekkerder en beter houdbaar maken. De reducenten produceren enzymen die ervoor zorgen dat de zuurgraad, smaak, geur, uiterlijk, verteerbaarheid en de houdbaarheid veranderen. Yoghurt kun je eenvoudig zelf maken door melkzuurbacteriën toe te voegen aan melk. Dat kan met allerlei soorten melk, zoals koemelk, geitenmelk of zelfs sojamelk. Daar voeg je melkzuurbacteriën aan toe, waarvan verschillende mengsels te verkrijgen zijn. Je moet de melk wel eerst even verhitten tot 80 °C, laten afkoelen en in een goed schoongemaakte pot doen voordat je de bacteriecultuur toevoegt. Afgedekt laten staan bij 40 °C en na een nacht is je yoghurt klaar. Door de yoghurt in een kaasdoek te laten uitlekken, ontstaat hangop. Het vocht, de wei, kun je goed gebruiken voor het inmaken van groenten. Eet smakelijk!

▼ **Afb. 62** Zelf fermenteren.



opdracht

- 67 Yoghurt is langer houdbaar dan melk.
- Leg uit waardoor dat komt.
 - Zuurkool en yoghurt die je in de supermarkt koopt, zijn gepasteuriseerd. Wat is pasteuriseren en waarom gebeurt dat?
 - Voor mensen met lactose-intolerantie is het beter om de yoghurtkweek langer te laten staan. Leg dat uit.
 - Is het beter om de yoghurtkweek luchtdicht af te sluiten of om de pot open te laten?
 - Sommige mensen beweren dat zelfgemaakte yoghurt gezonder is, doordat deze probiotica bevat die goed zijn voor je darmflora. Leg dat uit.



▶▶ OLYMPIADE OPDRACHT 6

Je hebt nu de basisstof van dit thema doorgewerkt.

- Doe online de verrijkingsstoffen, flitskaarten en Test Jezelf.
- Ga in het boek verder met de Samenhang en de Examentrainer.

Leerdoelen

- Je kunt de rol van stofwisseling in de rundveehouderij toelichten voor verschillende organisatieniveaus van de biologie.
- Je kunt de biologische vakvaardigheden evolutionair, ecologisch en vorm-functiedenken toepassen op de stofwisseling van runderen.

Koe neemt gas terug

Bij de vertering in de maag van herkauwers ontstaat methaan, dat vooral via de bek, maar ook via de anus ontsnapt. Een koe produceert per jaar ongeveer 175 kg methaangas. Methaangas is een sterker broeikasgas dan koolstofdioxide.

Het aandeel van de veehouderij in het versterkte broeikaseffect ligt tegen de 15%. Volgens de FAO (de Food and Agriculture Organization van de VN) is dat grotendeels toe te schrijven aan ontbossing ten behoeve van de veevoerproductie. Maar voor een aanzienlijk deel ligt het ook aan de methaanuitstoot. Het meeste methaan ontstaat bij de voedselvertering in de pens van de koe. In de pens wordt vezelrijk voedsel via fermentatie afgebroken. Daarbij ontstaat waterstof. Als waterstof ophoopt, remt het de vergisting. Bepaalde micro-organismen (archaea) verwijderen de waterstof. Ze laten het met CO_2 reageren tot methaan, dat vervolgens ontsnapt door de bek en anus van de koe.

Methaan (CH_4 , aardgas, biogas) is een energierijk gas. Er zijn dan ook experimenten uitgevoerd om het koeiengas op te vangen in zakken (zie afbeelding 1). Bij de huidige gasprijs is dat echter niet rendabel. Het winnen van het gas uit een hele stal zou dat misschien wel kunnen zijn, maar dat levert weer explosiegevaar op. Ondertussen wordt van alles geprobeerd om de methaanuitstoot van koeien te verminderen.

Het toevoegen van methaanremmers als nitraat (NO_3) aan het voer blijkt een afname van 15 tot 30% op te leveren. De onderzoekers hadden verwacht dat die afname ten goede zou komen aan de melkproductie, maar dat was niet het geval. De dieren die methaanremmers kregen, groeiden wel sneller in vergelijking met de controlegroep.

Een andere mogelijkheid is om de dieren minder vezelrijk voedsel te geven. Je zou herkauwers meer in weiden met jong gras kunnen laten grazen. Jong gras is kort en heeft nog weinig lignine. Dat is de stof die de stengel verstevigt, maar die ook de verteerbaarheid van gras vermindert: hoe meer lignine, hoe meer methaan.

Verder kun je het aandeel zetmeel vergroten. In Nederland is daarom de afgelopen jaren meer snijmaïs door het voer gemengd. Maar te veel zetmeel is ook weer niet goed, want dan verzuurt de pens te veel en dat vertraagt de vertering.

Nog een maatregel is het goed inkuilen van het voer. Als je het gras te nat inkuilt, kan het gaan schimmelen. Bij beschimmeld voer verloopt de fermentatie minder goed en neemt de koe minder voedingsstoffen uit het voer op. Dat is nadelig voor de melkproductie.

Door al deze maatregelen moet de methaanuitstoot van herkauwers met zeker 30 tot 40% terug te brengen zijn. Met anderhalf miljard koeien wereldwijd nemen die dan aardig wat gas terug.

▼ Afb. 1 Koe met rugzak.



Organisatie-niveau	Begrip
Biosfeer	
Ecosysteem	
Populatie	
Organisme	
Orgaanstelsel	
Orgaan	
Cel	
Molecuul	

- 1 Neem de tabel over en vul de begrippen in bij het juiste organisatieniveau. Kies uit: *archaeon* – *broeikaseffect* – *broeikasgas* – *gras* – *koe* – *lignine* – *methaangas* – *nitraat* – *ontbossing* – *pens* – *pensbacteriën* – *veevoerproductie* – *vergisting* – *voedselvertering* – *waterstof* – *zetmeel*.
- 2 Lignine is een polysacharide.
 - a Via welke organen heeft het gras de stoffen opgenomen om lignine te assimileren?
 - b Leg uit hoe vezelrijk veevoer door fermentatie wordt afgebroken.
 - c Aan welke voorwaarden moet zijn voldaan voor een goede vertering in de pens van de koe?
 - d Leg uit waardoor een toename van de waterstofconcentratie de vergisting remt.
- 3
 - a Verklaar dat het te gevaarlijk is om methaangas in een grote ruimte als een stal te verzamelen.
 - b Waarom is er een vonk nodig om methaangas tot ontploffing te brengen?
- 4 Als je melk verteert, komen aminozuren uit de melk in je lichaam.
 - a Van welke belangrijke groep bouwstoffen in je lichaam gaan die aminozuren deel uitmaken?
 - b Wat gebeurt er in je lichaam met te veel opgenomen aminozuren?
 - c Melk bevat ook lactose (melksuiker). Lactose is het substraat van een enzym in ons verteringsstelsel dat lactose afbreekt tot een molecuul galactose en een molecuul glucose.
Welk verteringsenzym kan lactose afbreken? Gebruik bij deze opdracht je **Binas** (tabel 82G).
- 5 Om te kunnen bestaan wisselen wij voortdurend stoffen en energie uit met onze omgeving.
 - a Vind je jezelf daardoor een geheel met je omgeving of toch een onafhankelijk individu?
 - b Inventariseer hoeveel klasgenoten zich een geheel voelen met de omgeving en hoeveel een onafhankelijk individu.
- 6 Een C-atoom wordt opgenomen door een grasplantje en uiteindelijk door jou uitgeademd.
Beschrijf in een logische volgorde de stofwisselingsprocessen in cellen en de organismen die dit C-atoom heeft doorlopen.
- 7 Het systeem gras, koe en bacteriën is in staat om het broeikasgas CO₂ om te zetten in methaan.
 - a Leg uit dat hierdoor het versterkte broeikaseffect toeneemt.
 - b Licht toe dat methaan uit milieuoogpunt beter kan worden verbrand dan ontsnappen naar de atmosfeer.
- 8 De onderzoekers hadden verwacht dat de verminderde methaanproductie ten goede zou komen aan de melkproductie.
 - a Leg uit waarop die verwachting was gebaseerd.
 - b Bereken hoeveel ton methaan de koeien wereldwijd per jaar maximaal minder uitstoten als alle maatregelen werken.

practicumopdracht 1

MATERIAAL

- een spirometer
- een personenweegschaal
- een rekenmachine

practicumopdracht 2

MATERIAAL

- een aardappel
- een mes
- 2 erlenmeyers van 100 mL
- waterstofperoxideoplossing van 3% (pas op met morsen!)
- een maatcilinder van 10 mL

Practica

De intensiteit van de basale stofwisseling bepalen

►► BASISSTOF 1

Bij elk organisme vindt voortdurend stofwisseling plaats. Bij dieren en mensen is het zuurstofverbruik een maat voor de intensiteit van de dissimilatie. In deze practicumopdracht onderzoek je de intensiteit van de dissimilatie in rust bij meisjes en jongens.

ONDERZOEKSVRAAG

Is de intensiteit van de basale stofwisseling bij een meisje hoger dan, lager dan of gelijk aan die van een jongen?

HYPOTHESE

Er is geen verschil in de basale stofwisseling van meisjes en jongens.

METHODE

Bepaal met behulp van de spirometer het totale ademvolume gedurende een minuut van een meisje en een jongen in rust.

- Stel de spirometer op nul. Laat elke proefpersoon gedurende een halve minuut uitademen door de spirometer.
- Bepaal het gewicht van de proefpersonen.
- Noteer de totale hoeveelheid uitgeademde lucht.
- Bereken de hoeveelheid verbruikte zuurstof per minuut in liter. Ingeademde lucht bevat, afgerond, 20% zuurstof. Ga ervan uit dat een kwart van de zuurstof in de ingeademde lucht wordt verbruikt.

RESULTAAT

- Noteer de uitslag van de spirometer bij een meisje en bij een jongen.
- Bereken de intensiteit van de stofwisseling in $L(O_2) \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$ bij een meisje en bij een jongen.

CONCLUSIE

Beantwoord de volgende vraag.

- 1 Welke conclusie kun je trekken uit de vergelijking van de hypothese met de resultaten?

DISCUSSIE

Beantwoord de volgende vraag.

- 2 Op welke manieren zou je het resultaat van de bepaling betrouwbaarder kunnen maken? Noem er twee.

Waterstofperoxide en katalase

►► BASISSTOF 2

Waterstofperoxide (H_2O_2) ontstaat als bijproduct van verschillende reacties in cellen. Waterstofperoxide kan schade in cellen veroorzaken. Het is dan ook belangrijk dat het snel uit de cellen verdwijnt.

Alle cellen bezitten het enzym katalase, dat waterstofperoxide omzet in water en zuurstof: $2 H_2O_2 \rightarrow 2 H_2O + O_2$. In deze practicumopdracht onderzoek je wat de werking is van katalase.

practicumopdracht 3

MATERIAAL

- afhankelijk van de methode

METHODE

- Snijd een stukje aardappel in kleine blokjes en doe die in een van de erlenmeyers.
- Doe in beide erlenmeyers 10 mL waterstofperoxideoplossing.
- Voeg aan de erlenmeyer zonder aardappel water toe, totdat de inhoud van beide erlenmeyers gelijk is. Laat de erlenmeyers enkele minuten staan.
- Toon de ontstane zuurstof aan met een gloeiende houtspaander.

RESULTAAT

Beantwoord de volgende vraag.

- 1 Waaraan kun je zien dat waterstofperoxide onder invloed van de stukjes aardappel wordt gesplitst in water en zuurstof?

De invloed van de pH op de activiteit van katalase

►► BASISSTOF 2

De werking van katalase is afhankelijk van de temperatuur en van de pH. In deze practicumopdracht onderzoek je de activiteit van katalase bij verschillende pH's. Voer het onderzoek uit met twee personen. Maak een verslag van het onderzoek.

ONDERZOEKSVRAAG

Formuleer een passende onderzoeksvraag die het verband aangeeft tussen de pH en het effect dat je wilt meten.

HYPOTHESE

Formuleer een bondige en duidelijke hypothese die past bij je onderzoeksvraag.

METHODE

Ontwerp een experiment om de activiteit van katalase onder verschillende omstandigheden te meten. Zorg ervoor dat je meetmethode valide is en betrouwbaar, maar ook uitvoerbaar binnen de beschikbare tijd. Bedenk een goede manier om de activiteit van het enzym te meten. Zorg ervoor dat de behandelingen vergelijkbaar zijn.

RESULTAAT

Verwerk de gemeten resultaten overzichtelijk in een tabel en/of in een grafiek.

CONCLUSIE

Beantwoord de volgende vraag.

- 1 Wordt de hypothese bevestigd, verworpen of kun je geen conclusie trekken?

DISCUSSIE

Beantwoord de volgende vragen.

- 2 Op welke onderdelen is de proef anders verlopen dan gepland?
- 3 Hoe zou de validiteit en de betrouwbaarheid van je onderzoek (nog verder) kunnen worden verbeterd?

practicumopdracht 4

MATERIAAL

- een plant waarvan de bladeren gedeeltelijk zijn afgedekt met aluminiumfolie en die achtereenvolgens 24 uur in het donker en 24 uur in het licht heeft gestaan
- bekgelazen van 500 mL en van 100 mL
- spiritus of ethanol
- een pincet
- een kookplaatje of heetwaterbad (100 °C)
- petrischaaltjes
- joodoplossing
- tekenpapier, tekenmateriaal
- een timer

De vorming van zetmeel in een blad

» BASISSTOF 3

De glucose die bij fotosynthese ontstaat, wordt in bladeren van planten vrijwel onmiddellijk omgezet in zetmeel. Zetmeel kan worden aangetoond met een joodoplossing. Er treedt dan blauwkleuring op. In deze practicumopdracht onderzoek je de invloed van licht op de vorming van zetmeel in een blad.

ONDERZOEKSVRAAG

Wat is de invloed van belichting op de vorming van zetmeel in een blad?

HYPOTHESE

Alleen in delen van het blad die worden belicht, ontstaat zetmeel.

METHODE

- Pluk een gedeeltelijk afgedekt blad van de plant. Maak een tekening van dit blad. Breng intussen 250 mL water in het bekgelglas van 500 mL aan de kook.
- Verwijder het aluminiumfolie van het blad. Dompel het blad een halve minuut in het kokende water. Het blad verliest dan zijn stevigheid. Doe de brander uit (veiligheid).
- Vul het bekgelglas van 100 mL met 25 mL ethanol of spiritus.
- Haal met het pincet het blad uit het water. Doe het blad in het bekgelglas met ethanol.
- Plaats het kleine bekgelglas in het grote bekgelglas. Het water in het grote bekgelglas is nog heet genoeg om het ethanol of de spiritus aan de kook te brengen. Houd je hoofd niet boven het ethanol!
- Haal na enkele minuten het blad uit het ethanol. Het blad moet nu ontkleurd zijn.
- Spreid het blad uit op de petrischaal. Druppel voorzichtig joodoplossing over het hele blad.

RESULTAAT

Beantwoord de volgende vraag.

- 1 Hoe ziet het blad eruit na de behandeling? Maak een tekening van het blad.

CONCLUSIE

Beantwoord de volgende vraag.

- 2 Vergelijk de delen van het blad die wel en niet belicht zijn. Welke conclusie kun je trekken?

practicumopdracht 5

MATERIAAL

- 2 cilinderglazen met stop
- droge en geweekte erwten
- een kaars
- lucifers

Zuurstofverbruik door erwten

►► BASISSTOF 5

In deze practicumopdracht onderzoek je de invloed van droge en kiemende erwten op de zuurstofconcentratie.

ONDERZOEKSVRAAG

In welke van de twee cilinders blijft de kaars het langst branden?

HYPOTHESE

Formuleer een passende hypothese bij de onderzoeksvraag.

METHODE

Beschrijf een methode om de onderzoeksvraag te kunnen beantwoorden.

RESULTAAT

Noteer in welk cilinderglas de kaars langer blijft branden.

CONCLUSIE

Beantwoord de volgende vraag.

- 1 Welke conclusie kun je trekken uit deze proef?

Samenvatting

LEERDOEL 1 ►► BASISSTOF 1

Je kunt omschrijven wat stofwisseling, assimilatie en dissimilatie zijn en wat er bij deze reacties met de energie gebeurt.

- Stofwisseling (metabolisme): het geheel van chemische processen in een cel.
- Assimilatie: de opbouw van organische moleculen uit kleinere moleculen.
 - Resultaat: vorming van de organische stoffen waaruit cellen bestaan.
 - Bij assimilatiereacties wordt energie vastgelegd in de chemische bindingen van grotere moleculen.
 - De koolwaterstofverbinding is energierijk.
- Dissimilatie: de afbraak van organische moleculen tot kleinere moleculen.
 - Bij dissimilatie komt chemische energie uit stoffen beschikbaar voor processen in cellen.
- In cellen wordt chemische energie getransporteerd door ATP (adenosinetriphosfaat).
 - Opbouw van ATP: $\text{ADP} + \text{P}_i + \text{energie} \rightarrow \text{ATP}$
 - Afbraak van ATP: $\text{ATP} \rightarrow \text{ADP} + \text{P}_i + \text{energie}$
 - Chemisch aan ATP verwante energiedragermoleculen zijn AMP (adenosinemonofosfaat), NADP^+ (nicotinamide-adenine-dinucleotidofosfaat) en NAD^+ (nicotinamide-adenine-dinucleotide).

LEERDOEL 2 ►► BASISSTOF 2

Je kunt de bouw en werking van enzymen beschrijven.

- Enzymen katalyseren stofwisselingsreacties zonder daarbij zelf te worden verbruikt.
 - Enzymen verlagen de energiedrempel, de hoeveelheid activeringsenergie die nodig is om een reactie op gang te brengen.
- Enzymatische reacties zijn vaak evenwichtsreacties en kunnen in twee richtingen verlopen.
 - Enzymen zijn substraatspecifiek: elk enzym kan slechts één evenwichtsreactie beïnvloeden.
- Een enzym wordt genoemd naar het substraat (de stof waarop het enzym inwerkt).
 - De naam van het enzym krijgt het achtervoegsel -ase.
- Enzymen zijn eiwitmoleculen met een specifieke ruimtelijke structuur.
 - Een enzymmolecuul heeft een actief centrum, dat tijdelijk een binding aangaat met een substraatmolecuul. Er ontstaat dan een enzym-substraatcomplex (E-S-complex).

- Sommige enzymen hebben een cofactor nodig om werkzaam te zijn. Als de cofactor een organische stof is, wordt het een co-enzym genoemd.
 - Cofactor, bijv. een metaalion of een vitamine.
 - Co-enzym, bijv. een vitamine of een hormoon.
 - Apo-enzym: het enzymmolecuul met het actieve centrum.
 - ATP fungeert als co-enzym bij het enzym ATP'ase.

LEERDOEL 3 ►► BASISSTOF 2

Je kunt de invloed van milieufactoren op de enzymactiviteit beschrijven.

- De enzymactiviteit kan worden bepaald door de hoeveelheid substraat die per tijdseenheid wordt omgezet te meten.
- Temperatuur: beïnvloedt de enzymactiviteit volgens een optimumkromme.
 - Bij toenemende temperatuur zetten intacte enzymmoleculen sneller substraatmoleculen om.
 - Boven de optimumtemperatuur verliezen steeds meer enzymmoleculen hun specifieke ruimtelijke structuur (denatureren). Deze verandering is irreversibel (onomkeerbaar).
- Zuurgraad (pH): beïnvloedt de enzymactiviteit volgens een optimumkromme.
 - Een oplossing die veel H^+ -ionen bevat, is zuur. De pH is dan lager dan 7.
 - Een oplossing die weinig H^+ -ionen bevat, is basisch. De pH is dan hoger dan 7.
 - De ruimtelijke structuur van enzymmoleculen blijft alleen bij een bepaalde pH in stand.
 - De invloed van de pH op de enzymactiviteit is reversibel (omkeerbaar).
- Bepaalde stoffen kunnen de enzymactiviteit beïnvloeden.
 - Activering: de ruimtelijke structuur van een enzymmolecuul wordt zodanig veranderd, dat sneller E-S-complexen kunnen worden gevormd (bijv. sommige hormonen, vitaminen, geneesmiddelen).
 - Remming: remstoffen veranderen de ruimtelijke structuur van enzymmoleculen, waardoor geen E-S-complexen meer kunnen worden gevormd (bijv. zware metalen). Deze verandering is irreversibel.

LEERDOEL 4 ►► BASISSTOF 3

Je kunt de fotosynthese en de chemosynthese beschrijven.

- Fotosynthese is koolstofassimilatie met behulp van lichtenergie.
 - Brutoreactievergelijking:

$$6 \text{CO}_2 + 12 \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6 \text{O}_2 + 6 \text{H}_2\text{O}$$
 - Nettoreactievergelijking:

$$6 \text{CO}_2 + 6 \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6 \text{O}_2$$
- Fotosynthese vindt plaats in cellen van planten en in sommige bacteriën.
 - Het fotosynthetisch pigment chlorofyl (bladgroen) absorbeert lichtenergie.
 - De glucose die bij de fotosynthese ontstaat, wordt meestal direct omgezet in zetmeel.
- Lichtreacties: lichtenergie wordt vastgelegd in energiedragers.
 - In fotosysteem II (PSII) wordt water gesplitst, waarbij waterstofionen (H^+), elektronen (e^-) en zuurstof (O_2) ontstaan.
 - Chlorofyl kan de energierijke elektronen overdragen aan energiedragers (ADP en NADP^+).
 - De elektronen worden aangevuld vanuit watermoleculen, die in PSII worden gesplitst.
 - De zuurstof die bij de fotosynthese ontstaat, is afkomstig van de gesplitste watermoleculen van de lichtreacties.
 - Fotosysteem I (PSI) is eerder ontdekt dan fotosysteem II (PSII).
 - Als de elektronen in PSI aankomen, worden zij met behulp van lichtenergie opnieuw energierijk gemaakt. Deze energierijke elektronen worden afgestaan aan het transportmolecuul NADP^+ en als NADPH , H^+ vervoerd naar de donkerreacties.
- Donkerreacties: uit CO_2 -moleculen worden glucosemoleculen opgebouwd.
 - De energie en waterstof die hiervoor nodig zijn, worden geleverd door de energierijke producten van de lichtreacties (ATP en NADPH , H^+).
 - Voor de donkerreacties is geen licht nodig.
 - De donkerreacties vinden aansluitend op de lichtreacties plaats.
- Chemosynthese: koolstofassimilatie met behulp van energie, verkregen uit de oxidatie van een anorganische stof.
 - Oxidatie: onttrekking van elektronen, vaak door zuurstof.
 - Zwavelbacteriën oxideren waterstofsulfide (H_2S) tot zwavel (S) en vervolgens tot zwavelzuur (H_2SO_4).
 - Nitrietbacteriën oxideren ammoniak (NH_3) of ammoniumionen (NH_4^+) tot nitrietionen (NO_2^-).
 - Nitraatbacteriën oxideren nitrietionen tot nitraationen (NO_3^-).

LEERDOEL 5 ►► BASISSTOF 4

Je kunt de voortgezette assimilatie beschrijven.

- Voortgezette assimilatie: de vorming van andere koolhydraten, vetten, eiwitten en DNA uit glucose, stikstof (N) en fosfor (P).
 - Hierbij is ATP de energiebron.
- Assimilatie van koolhydraten.
 - Uit monosachariden (bijv. glucose, fructose) kunnen disachariden (bijv. sacharose) worden gevormd.
 - Door polymerisatie kunnen polysachariden worden gevormd (bijv. zetmeel, glycogeen, cellulose).
 - Bij planten dient zetmeel als koolhydraatreserve en bij dieren glycogeen.
- Assimilatie van eiwitten (proteïnen).
 - Eiwitten zijn polymeren van aminozuren. Er zijn twintig verschillende aminozuren.
 - Aminozuren bestaan uit een C-atoom, een aminogroep ($-\text{NH}_2$), een carboxygroep ($-\text{COOH}$), een H-atoom en een restgroep.
 - Planten kunnen aminozuren assimileren uit glucose en nitraationen. Dieren kunnen alleen aminozuren assimileren uit andere aminozuren.
 - Bij polymerisatie van sachariden, aminozuren en nucleïne-zuren ontstaat water.
- Assimilatie van vetten (lipiden).
 - Een vetmolecuul is vaak opgebouwd uit glycerol en drie vetzuren (bij fosfolipiden is één vetzuur vervangen door fosforzuur).
 - Vetten worden opgeslagen als reservebrandstof.
 - Celmembranen zijn opgebouwd uit fosfolipiden.
 - Vetzuurstaarten zijn hydrofoob (waterafstotend).

LEERDOEL 6 ►► BASISSTOF 5

Je kunt de aerobe dissimilatie van glucose beschrijven.

- In organische moleculen bevindt de chemische energie zich vooral in energierijke elektronen.
 - Bij dissimilatiereacties worden energierijke elektronen, meestal samen met waterstofionen, overgedragen aan energiedragers zoals NAD^+ en FAD.
- De aerobe dissimilatie van glucose wordt vaak verbranding genoemd.
 - Brutoreactievergelijking:

$$\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6 \text{O}_2 + 6 \text{H}_2\text{O} \rightarrow 6 \text{CO}_2 + 12 \text{H}_2\text{O} + 30 \text{ATP}$$
 - Nettoreactievergelijking:

$$\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6 \text{O}_2 \rightarrow 6 \text{CO}_2 + 6 \text{H}_2\text{O} + 30 \text{ATP}$$
- De aerobe dissimilatie bestaat uit de glycolyse, de vorming van acetyl-co-enzym A (acetyl-CoA), de citroenzuurcyclus en de oxidatieve fosforylering.

- Glycolyse: een glucosemolecuul wordt gesplitst in twee pyrodruivenzuurmoleculen.
 - De glycolyse vindt plaats in het cytoplasma. Voor de glycolyse is geen zuurstof nodig.
 - Het eindproduct van de glycolyse is pyrodruivenzuur.
- Pyrodruivenzuur wordt met behulp van co-enzym A in de citroenzuurcyclus opgenomen. Daarbij ontstaat citroenzuur.
- Citroenzuurcyclus (krebscyclus): citroenzuur wordt afgebroken.
 - Energierijke elektronen en waterstofionen worden overgedragen aan energiedragers (NAD⁺ en FAD).
 - De citroenzuurcyclus vindt plaats in de vloeistof (matrix) in de mitochondriën.
- Bij de vorming van acetyl-co-enzym A en bij de citroenzuurcyclus ontstaat CO₂ (decarboxylering).
- Oxidatieve fosforylering (elektronentransportketen): energierijke elektronen staan hun energie geleidelijk af voor de vorming van ATP uit ADP en een fosfaatgroep (P_i).
 - Uiteindelijk worden de elektronen (samen met waterstofionen) gebonden aan zuurstof. Hierbij ontstaan watermoleculen.
 - De oxidatieve fosforylering vindt plaats in het binnenmembraan van de mitochondriën.
- De dissimilatie van een glucosemolecuul levert de energie voor de vorming van ATP-moleculen.
 - Bij de glycolyse worden netto 2 ATP-moleculen gevormd per molecuul glucose.
 - Bij de citroenzuurcyclus worden 2 ATP-moleculen gevormd per molecuul glucose.
 - Bij de oxidatieve fosforylering kunnen theoretisch 34 ATP-moleculen worden gevormd per molecuul glucose.
 - Door energiegebruik voor transport en door warmteproductie bij energieomzettingen valt de ATP-opbrengst van de aerobe dissimilatie meestal lager uit dan het maximum van 38 (circa 30 tot 32 ATP-moleculen per molecuul glucose).

LEERDOEL 7 ►► BASISSTOF 5

Je kunt de anaerobe dissimilatie van glucose beschrijven.

- Anaerobe dissimilatie van glucose (gisting): hierbij vindt alleen glycolyse plaats.
 - Per glucosemolecuul worden slechts twee ATP-moleculen gevormd.
 - Er blijven energierijke eindproducten over: alcohol of melkzuur.
- Alcoholgisting: het eindproduct van de glycolyse (pyrodruivenzuur) wordt omgezet in ethanol.
 - Bij deze omzetting ontstaat CO₂ en wordt NAD⁺ gevormd.
 - Alcoholgisting wordt toegepast bij de bereiding van bier, wijn en brood.

- Melkzuurgisting: pyrodruivenzuur wordt omgezet in melkzuur.
 - Bij deze omzetting wordt NAD⁺ gevormd.
 - Melkzuurgisting wordt toegepast bij de bereiding van kaas, yoghurt en zuurkool.
 - Melkzuurgisting vindt ook plaats in spieren, wanneer er in korte tijd veel energie moet worden geleverd.
- Met behulp van genetische modificatie kunnen micro-organismen worden gemaakt die voor de mens nuttige stoffen produceren (bijv. biobrandstof, eiwitten, medicijnen).

LEERDOEL 8 ►► BASISSTOF 5

Je kunt de dissimilatie van eiwitten en vetten beschrijven.

- Dissimilatie van eiwitten.
 - Eiwitten worden gesplitst in aminozuren.
 - Van de aminozuren wordt de aminogroep afgesplitst en omgezet in ammoniak.
 - De overblijvende koolstofketen wordt omgezet in pyrodruivenzuur, in azijnzuur of in een andere stof en verder gedissimileerd in de citroenzuurcyclus.
- Dissimilatie van vetten.
 - Vetten worden gesplitst in glycerol en vetzuren.
 - Glycerol wordt omgezet in pyrodruivenzuur.
 - Van de vetzuren worden C₂-moleculen afgesplitst, die worden omgezet in azijnzuur.

COMPETENTIES/VAARDIGHEDEN

Je hebt de volgende vaardigheden geoefend:

- doelgericht zoeken van informatie;
- mondeling communiceren over natuurwetenschappelijke onderwerpen;
- analyseren welke rol het metabolisme heeft in natuurwetenschappelijk onderzoek;
- toepassen van verschillende fasen van natuurwetenschappelijk onderzoek;
- uitvoeren van een natuurwetenschappelijk onderzoek;
- evalueren van een natuurwetenschappelijk onderzoek;
- verzamelen, bewerken en overzichtelijk weergeven van data;
- vorm-functiedenken op het niveau van moleculen;
- beredeneren van gevolgen van veranderingen in een levensgemeenschap of ecosysteem (ecologisch denken);
- verklaren van verwantschap van dragermoleculen op het niveau van moleculen en cellen met behulp van evolutiemechanismen (evolutionair denken).

Examentrainer

MICRO-ORGANISMEN KWEKEN

Bron: bezemexamen vwo 2016-1, vraag 19 tot en met 22.

Voor industriële doeleinden worden allerlei soorten micro-organismen op grote schaal gekweekt. Om gebruik te kunnen maken van deze organismen, zoals gisten, is inzicht nodig in hun stofwisselingsprocessen en de factoren die daarop van invloed zijn. Dissimilatie door gistcellen kan zowel aerob als anaerob plaatsvinden. Uit onderzoek is gebleken dat gisten een beperkte capaciteit hebben om glucose aerob te dissimileren. Als deze capaciteit wordt overschreden, wordt glucose anaerob gedissimileerd.

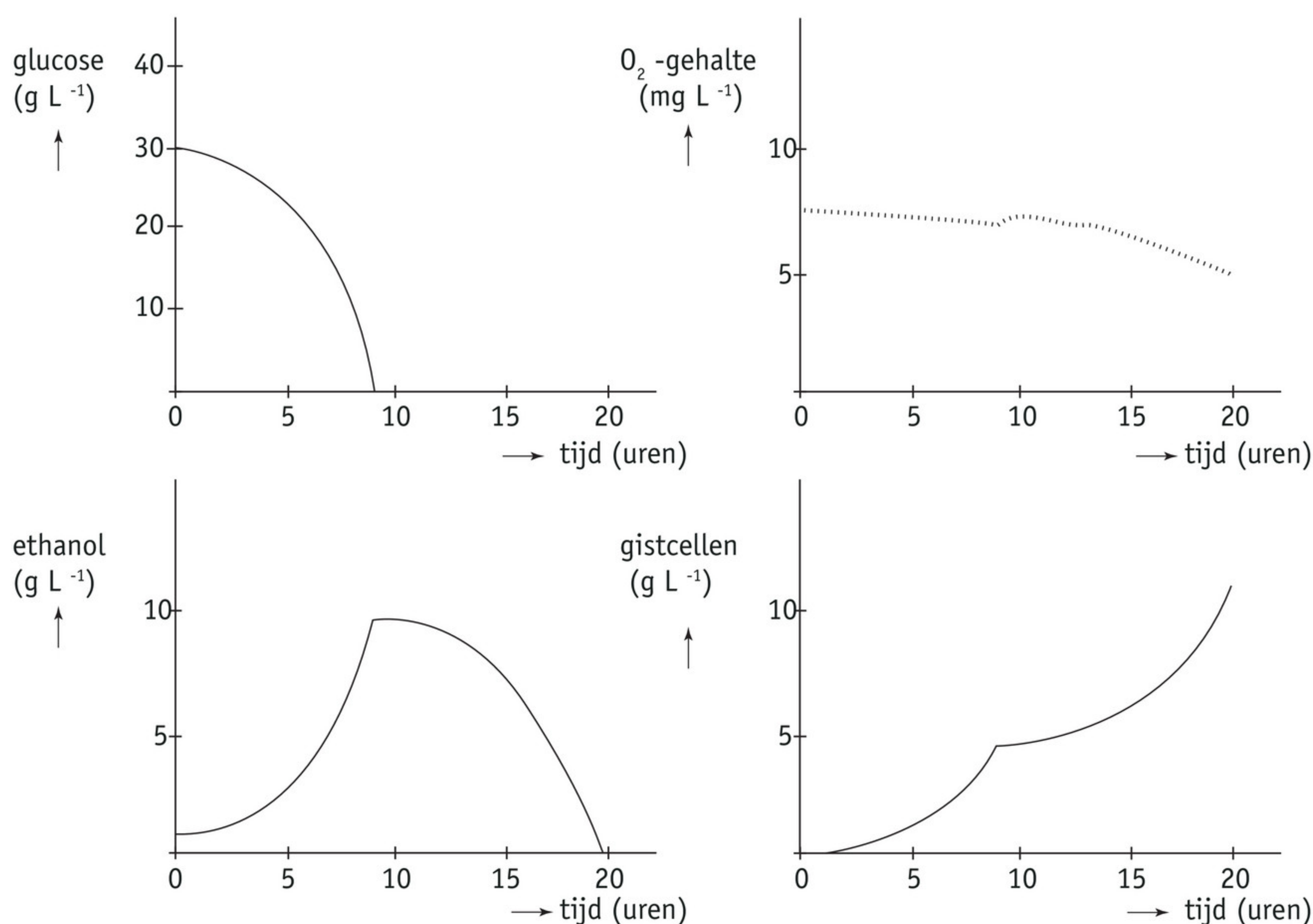
Gistcellen delen zich onder anaerobe omstandigheden minder snel dan onder aerobe omstandigheden. Hierover worden twee beweringen gedaan.

- 1 Bij anaerobe dissimilatie is geen voortgezette assimilatie mogelijk.
- 2 Bij anaerobe dissimilatie wordt per mol glucose minder ATP gevormd dan bij aerobe dissimilatie.

2p 1 Welke van deze beweringen is of welke zijn juist?

- A geen van beide beweringen
- B alleen bewering 1
- C alleen bewering 2
- D beide beweringen

▼ Afb. 1 Concentraties stoffen.



Een onderzoeker kweekt gistcellen gedurende twintig uur. Tijdens deze kweekperiode meet hij de concentratie glucose, het O₂-gehalte, de concentratie ethanol en het aantal gistcellen in het kweekmedium (zie afbeelding 1).

Vier beweringen over de dissimilatie door de gistcellen op tijdstip $t = 10$ uur zijn:

- 1 Op dat tijdstip vindt vooral aerobe dissimilatie van ethanol plaats.
- 2 Op dat tijdstip vindt vooral anaerobe dissimilatie van ethanol plaats.
- 3 Op dat tijdstip vindt vooral aerobe dissimilatie van glucose plaats.
- 4 Op dat tijdstip vindt vooral anaerobe dissimilatie van glucose plaats.

2p 2 Welke van deze beweringen is juist?

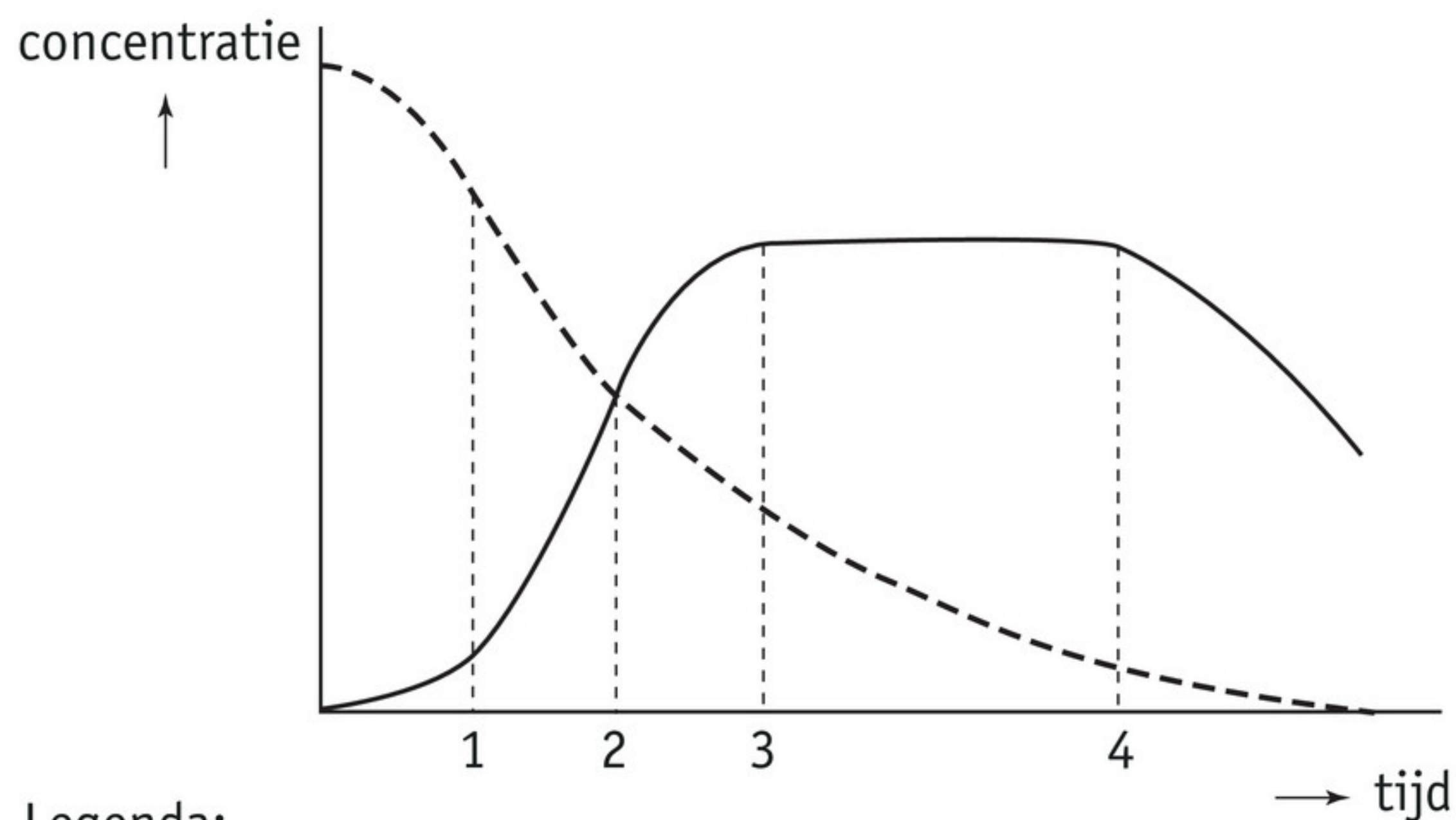
- A bewering 1
- B bewering 2
- C bewering 3
- D bewering 4

Voor het op grote schaal kweken van micro-organismen worden fermentorvaten gebruikt. In het vat wordt het voedingsmedium met de micro-organismen in beweging gehouden. Sensoren meten voortdurend de omstandigheden in het mengsel. Met de sensoren kunnen onder andere de hoeveelheid micro-organismen en het O₂-gehalte worden gemeten.

2p 3 Noem twee andere factoren die tijdens het fermentatieproces moeten worden gemeten om te bepalen of de groei en de groeiomstandigheden van de micro-organismen optimaal zijn.

Voor de productie van penicilline door een schimmel van het geslacht *Penicillium* wordt aan het voedingsmedium eerst een bacteriecultuur toegevoegd. Pas als die goed is ontwikkeld, wordt de schimmelcultuur toegevoegd. Daartoe worden regelmatig de concentratie van het substraat gemeten en de concentratie levende bacteriën vastgesteld. Deze gegevens zijn weergegeven in afbeelding 2.

▼ **Afb. 2** Concentratie uitgezet tegen de tijd.



Legenda:

--- = substraat
— = levende bacteriën

In afbeelding 2 zijn vier tijdstippen aangegeven met 1, 2, 3 en 4.

- 2p 4 Op welk tijdstip is de omzettingssnelheid van het substraat het hoogst?
- A op tijdstip 1
 - B op tijdstip 2
 - C op tijdstip 3
 - D op tijdstip 4

SCHIMMEL ALS EIWITBRON

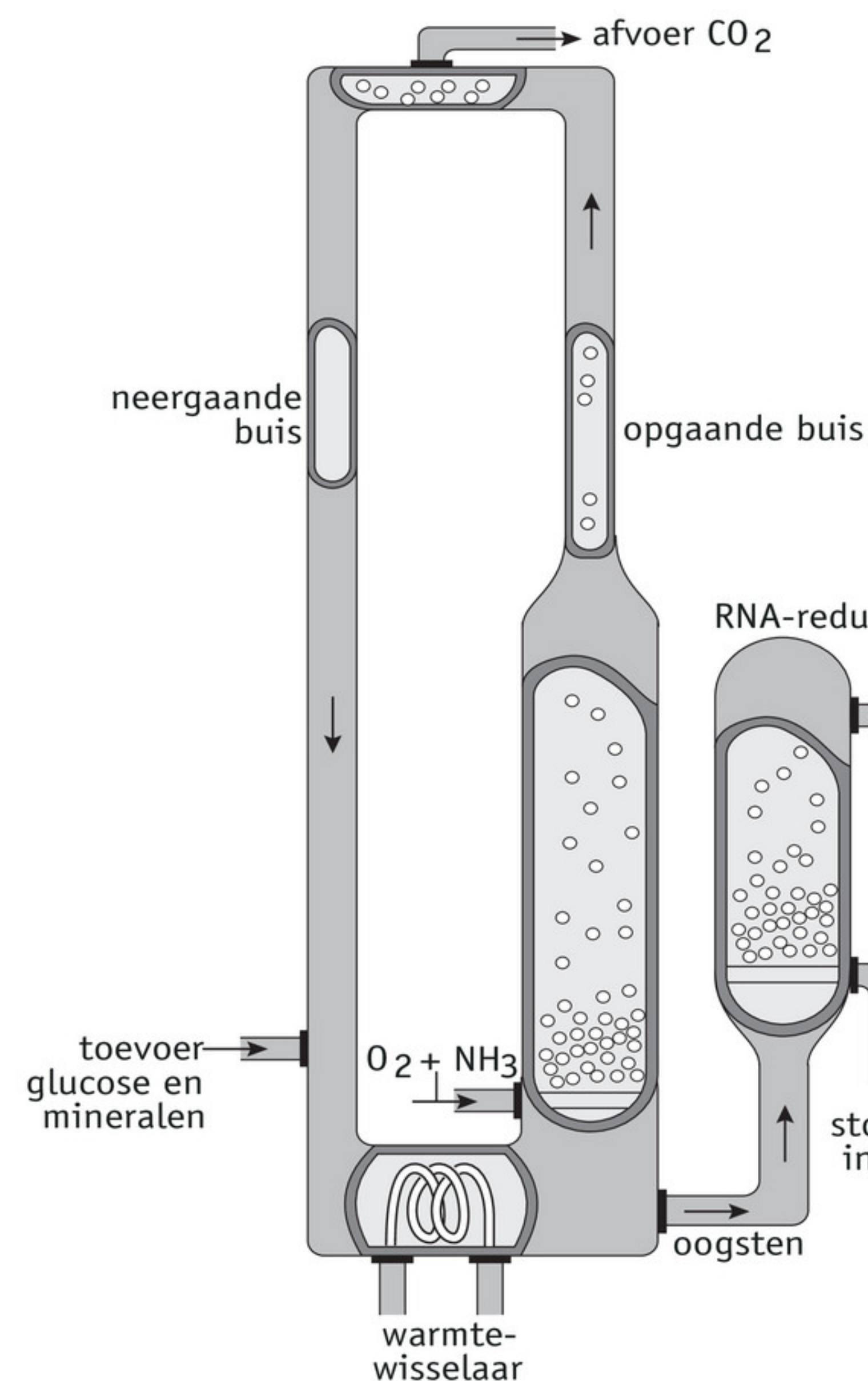
Bron: examen vwo 2016-2, vraag 18 tot en met 20.

Vanwege het dreigende wereldwijde voedseltekort ging een Britse industrieel op zoek naar een eiwitbron die als alternatief voor vlees kan dienen. Zijn onderzoeksteam vond een schimmel die de basis vormt voor vleesvervangers die inmiddels op de markt zijn gebracht onder de merknaam Quorn®.

De eiwitrijke, dradenvormende schimmel *Fusarium venenatum* wordt opgekweekt in vijftig meter hoge 'airlift-bioreactoren' waarbij voortdurend een koolstofbron (glucose uit maïs), een stikstofbron (ammonium), sporenelementen en zuurstof aan het medium worden toegevoegd (zie afbeelding 3). In de vloeistof die wordt afgetapt, bevindt zich de oogst: eiwitrijke schimmeldraden (zie afbeelding 4). De afgetapte vloeistof wordt kort verhit en gecentrifugeerd.

Op deze wijze wordt driehonderd kilogram eiwitrijke biomassa per uur verkregen. Deze mycoproteïne-pasta wordt vermengd met onder andere smaakstoffen en verder verwerkt tot verschillende vleesvervangers.

▼ **Afb. 3** Proefopstelling.



▼ **Afb. 4** *Fusarium venenatum*.



De schimmel produceert eiwitrijke biomassa. Toch is de rol van deze schimmel in de kringloop van stoffen niet die van een producent.

- 1p 5 Waarom wordt de schimmel niet tot de producenten gerekend?

De schimmel *F. venenatum* kan zowel anaeroob als aerob dissimileren. Doordat er continu zuurstof aan de vloeistof in de reactor wordt toegevoegd, blijft de dissimilatie aerob en wordt anaerobe dissimilatie voorkomen.

- 2p 6 Leg uit dat het voor een hoge opbrengst van mycoproteïne gunstig is om de schimmel aerob te laten dissimileren.

In de reactor wordt voortdurend vloeistof toegevoegd en een even grote hoeveelheid vloeistof afgevoerd. Deze hoeveelheid wordt bepaald met de formule $D = F / V$, waarbij F de flow (doorloopsnelheid) is in liter per uur en V het reactorvolume in liters. D is dus het deel van de vloeistof in het vat dat in een uur vervangen wordt. De flow is zo afgesteld dat de groeisnelheid, en dus de opbrengst van de schimmel, optimaal is.

- 2p 7 Waardoor is de schimmelopbrengst bij een te hoge flow niet optimaal? En waardoor is de opbrengst bij een te lage flow ook niet optimaal?

4 DNA

Een DNA-molecuul bevat de code voor de erfelijke informatie van een organisme. De code levert de instructies voor de zelforganisatie, zelfregulatie en reproductie van een organisme. Bij celdeling wordt de erfelijke informatie doorgegeven aan dochtercellen. De erfelijke informatie in het DNA bepaalt hoe de eigenschappen in een organisme tot uiting komen. Door wijzigingen in het DNA kunnen erfelijke eigenschappen veranderen.

ONTDEKKEN	
Het eeuwige leven	64
BASISSTOF	
1 De bouw en functie van DNA	66
2 DNA-replicatie	72
3 Transcriptie	85
4 Translatie en eiwitsynthese	92
5 Genexpressie	99
6 Genetische variatie	111
7 Biotechnologie	121
SAMENHANG	
Een designerbaby met CRISPR	130
VERRIJKINGSSTOFFEN	
Erfelijke ziekten en afwijkingen bij de mens	📖
Leren en werken	📖
Ideeën voor onderzoek	📖
PRACTICA	132
AFSLUITING	
Samenvatting	134
Flitskaarten	📖
Test Jezelf	📖
Examentrainer	138







‘Waarom zijn we niet onsterfelijk?’

Het eeuwige leven

►► BASISSTOF 2 EN 5

Toen Eos, de godin van de dageraad, aan Zeus vroeg om haar geliefde Tithonos het eeuwige leven te geven, vergat ze één ding erbij te vragen: eeuwige jeugd. Het gevolg was dat Tithonos weliswaar ouder en ouder werd, maar tegelijkertijd steeds meer verschrompelde totdat er uiteindelijk weinig meer van hem over was.

Vrijwel iedereen wil oud worden, maar oud zijn vinden we in de regel minder aantrekkelijk. Ouder worden gaat gepaard met gebreken, met uitzichtloosheid en eenzaamheid. Wereldwijd sterven honderdvijftigduizend mensen per dag. Daarvan sterven honderdduizend mensen aan ouderdomsgebreken. Een schande, meent gerontoloog Aubrey de Grey. ‘Waarom laten we zo iets gebeuren?’ vraagt hij zich af. ‘Is het aftakelingsproces dan iets onvermijdelijks, iets van een hogere orde, wat we niet mogen verstoren? Waarom zijn we niet onsterfelijk?’

Mensen zijn altijd gefascineerd geweest door onsterfelijkheid. Zo ging de Soemerische koning Gilgamesj ruim 4600 jaar geleden al op zoek naar een plantje dat hem onsterfelijk zou maken. Robert Boyle (van de wet van Boyle) dacht dat je het verouderingsproces kon tegengaan door oud bloed te vervangen door jong bloed. Sommigen namen dat nogal letterlijk, zoals de Hongaarse gravin Elisabeth Báthory, die zo’n 700 meisjes ombracht om zich in hun

bloed te kunnen baden. Helpen deed het allemaal niet. Wat de mensen ook deden, het verouderingsproces zette onherroepelijk in. Waarom eigenlijk? Wat gebeurt er precies in ons lichaam waardoor we aftakelen en uiteindelijk doodgaan?

Delende cellen

Bioloog Alexis Carrel deed op 17 januari 1912 weefsel van een kippenhart in een potje. Toen hij het potje 34 jaar later openmaakte, bleek het weefsel nog steeds te leven. Dat was opmerkelijk, want kippen leven doorgaans niet langer dan tien jaar. Hij concludeerde dat cellen onbeperkt kunnen delen en dus onsterfelijk zijn. Iedereen geloofde dat, maar niemand kon het experiment met succes herhalen. Gerontoloog Leonard Hayflick veronderstelde dat met de dagelijks toegediende nutriënten nieuwe cellen binnenkwamen. Hij ontdekte in 1962 dat het aantal keren dat een cel zich kan delen, beperkt is. Dat aantal staat nu bekend

▼ **Afb. 1** Aubrey de Grey.

als de Hayflick-limiet. Voor menselijke cellen is dat ongeveer vijftig keer. Na vijftig delingen is de cel gedoemd te sterven. De celkern valt uit elkaar, het DNA fragmenteert en de cel verschrompelt. Het aftakelingsproces is begonnen. Een lichaam bestaat uit ongeveer $100 \cdot 10^{12}$ cellen. Daarvan sterven elke dag rond de $50 \cdot 10^9$ cellen. Dat zou betekenen dat er na vijfenhalf jaar geen cel meer over is.

Geen eeuwig delende cellen dus? Maar hoe zit het dan met kankercellen? Op 4 oktober 1951 stierf Henrietta Lacks aan baarmoederkanker. Een aantal van haar kankercellen werd bewaard voor nader onderzoek. Ze bleken zich onverminderd te blijven delen en dat doen ze nog steeds. Sinds haar dood hebben die paar cellen twintig ton aan cellen opgeleverd. HeLa-cellen (naar de naam van de patiënt) worden onder andere gebruikt voor onderzoek naar kanker, aids en de effecten van cosmetica en lijmstoffen.

Kankercellen beschikken over telomerase, een enzym waardoor de cellen in staat blijven zich te delen. Sommige onderzoekers denken nu dat ze door toepassing van dit enzym onze cellen het eeuwige leven kunnen bezorgen. Er wordt gefluisterd dat de eerste mens die duizend jaar zal worden, vermoedelijk al op aarde rondloopt. Volgens Leonard Hayflick is dat onzin. Volgens hem hebben kinderen die na het jaar 2000 zijn geboren, een goede kans dat ze honderd jaar worden, maar meer ook niet.

opdrachten

De Wetenschappelijke Raad voor het Regeringsbeleid (WRR) heeft als taak de regering wetenschappelijke informatie te verschaffen over ontwikkelingen die op langere termijn de samenleving beïnvloeden. Als mensen duizend jaar oud kunnen worden, zal dat consequenties hebben voor de samenleving. Jij maakt samen met twee andere wetenschappers deel uit van de WRR. Jullie is gevraagd een eerste verkenning te maken voor het Ministerie van Algemene Zaken.

De minister heeft twee vragen:

- Is dit een serieuze ontwikkeling?
- Is dit een wenselijke ontwikkeling?

Jullie komen hiervoor twee keer bij elkaar en maken een kort rapport (800 tot 1200 woorden).

Is dit een serieuze ontwikkeling?

- 1 Deze eerste vraag bestaat uit drie deelvragen. Elk van de leden werkt één deelvraag uit.
 - a Wat is de actuele biologische kennis op het gebied van veroudering?
Schrijf op een flap welke woorden in het rapport moeten komen. Gebruik hierbij kennis die je al hebt, basisstof 2 en informatie van internet. Maak duidelijk waardoor cellen niet meer delen en afsterven.
 - b Hoe denken wetenschappers veroudering tegen te kunnen gaan?
Omcirkel met rood de woorden op de flap die in het rapport moeten komen. Voeg eventueel nieuwe woorden toe. Maak duidelijk hoe men wil voorkomen dat cellen zich niet meer delen en afsterven.
 - c Hoe denken andere wetenschappers (vooral tegenstanders) over deze ontwikkeling?
Omcirkel met groen de woorden die in het rapport moeten komen. Sommige woorden zullen zowel rood als groen zijn omcirkeld. Maak duidelijk of het inderdaad mogelijk is om cellen te laten voortleven en of daar gevaren aan verbonden zijn.
- 2 Bij de tweede bijeenkomst bespreken jullie de conceptuitwerkingen met elkaar. Trek op basis hiervan een conclusie. Is dit een serieuze ontwikkeling?

Is dit een wenselijke ontwikkeling?

- 3 Bespreek tijdens de tweede bijeenkomst de ethische en maatschappelijke consequenties, als deze ontwikkeling doorzet. Zet de voor- en nadelen op een rijtje. Trek een conclusie en geef antwoord op de vraag.
- 4 Voeg alle onderdelen samen in een definitief rapport en overhandig het aan de minister.

► **Afb. 2** Het aftakelingsproces is begonnen.



Leerdoel

- Je kunt de bouw en functie van DNA beschrijven.

1 De bouw en functie van DNA

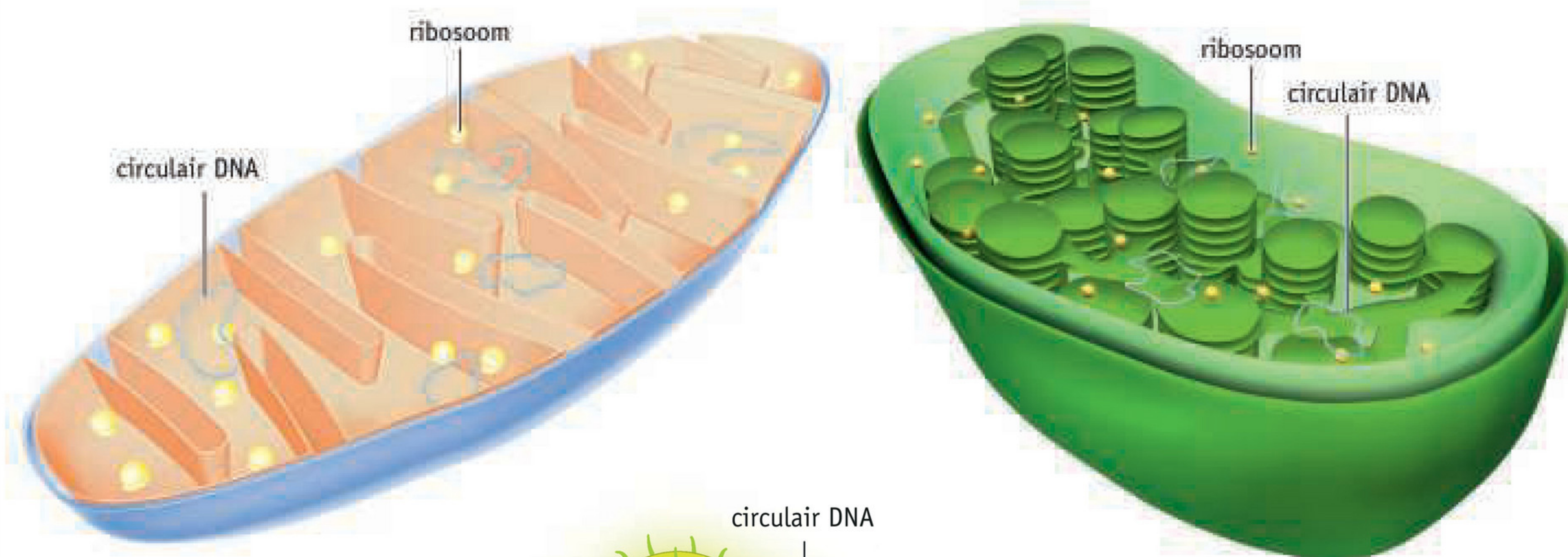
Tussen het DNA van twee organismen van dezelfde soort bestaan veel overeenkomsten. Van het DNA in de chromosomen bij mensen komt 99,5% overeen en toch zijn mensen heel verschillend.

HET GENOOM

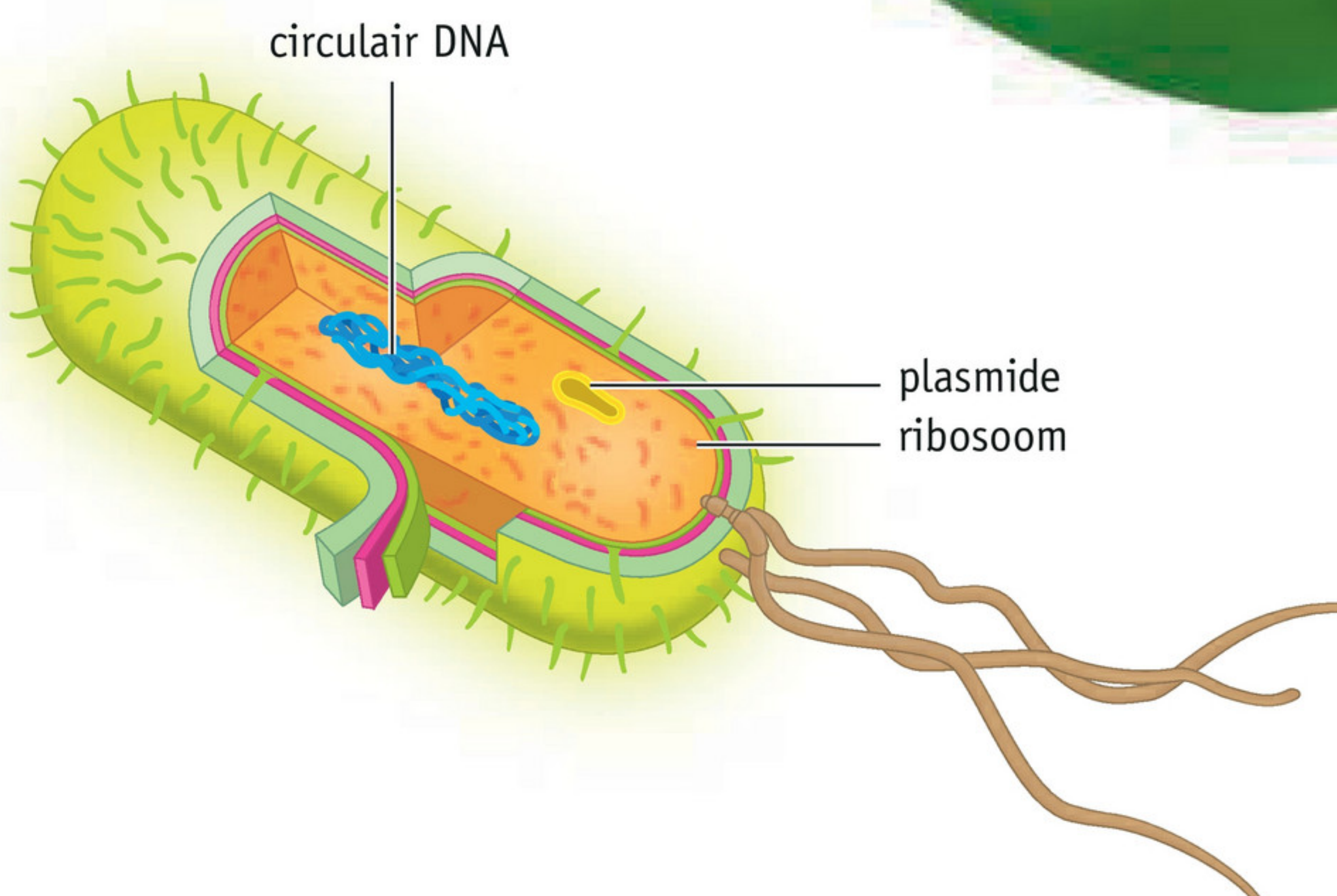
Je lichaam is opgebouwd uit veel verschillende cellen die verschillende functies hebben. Bijna elke cel heeft een celkern met daarin DNA (desoxyribonucleïnezuur), dat de informatie voor je erfelijke eigenschappen bevat. Het DNA bepaalt de functie van een cel en levert de instructies waarmee ribosomen in de cel verschillende soorten eiwitten (proteïnen) kunnen synthetiseren. De bouw van een eiwit bepaalt de eigenschappen en functie(s) van het eiwit. Enkele eiwitten zijn bijvoorbeeld verantwoordelijk voor de kleur van je ogen, je bloedgroep en je lichaamslengte. Het geheel aan erfelijke informatie in een cel van een organisme noem je het **genoom**. Alle cellen van een organisme hebben hetzelfde genoom. Bij eukaryoten omvat het genoom het DNA in alle chromosomen in de celkern (**kernDNA**) en het DNA in mitochondriën (**mtDNA**) en chloroplasten (zie afbeelding 1). Mitochondriën en chloroplasten functioneren onafhankelijk van de rest van de cel. Ze gebruiken hiervoor de informatie die vastligt in hun eigen DNA.

Bij prokaryoten vormt al het DNA dat los in het cytoplasma van de cel voorkomt het genoom. Prokaryoten hebben een circulair DNA-molecuul. Sommige prokaryoten bezitten **plasmiden**: korte stukjes circulair DNA (zie afbeelding 2).

▼ **Afb. 1** Mitochondriën en chloroplasten bezitten hun eigen DNA.



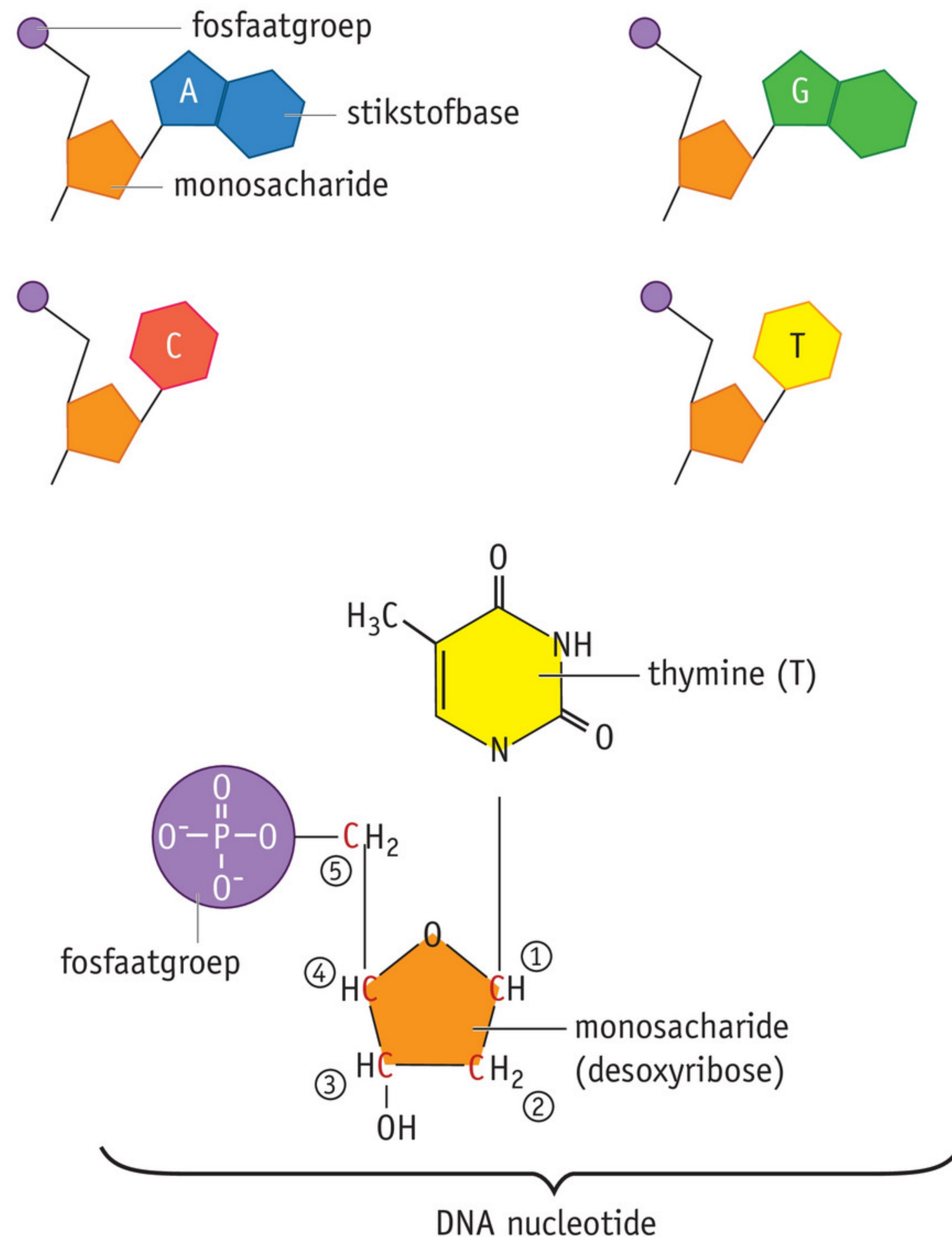
► **Afb. 2** Een bacterie met een circulair DNA-molecuul en plasmiden.



DE BOUW VAN DNA

Een DNA-molecuul is een **nucleïnezuur**. Nucleïnezuren werden voor het eerst ontdekt in een celkern (nucleus). Later bleek dat ook in het cytoplasma nucleïnezuren voorkomen. DNA bestaat uit twee ketens van aan elkaar gekoppelde nucleotiden. Een **nucleotide** is opgebouwd uit de monosacharide **desoxyribose**, een fosfaatgroep en een stikstofbase (zie afbeelding 3). De stikstofbasen die voorkomen in DNA-moleculen zijn **adenine** (A), **thymine** (T), **cytosine** (C) en **guanine** (G).

► **Afb. 3** Nucleotiden in DNA.

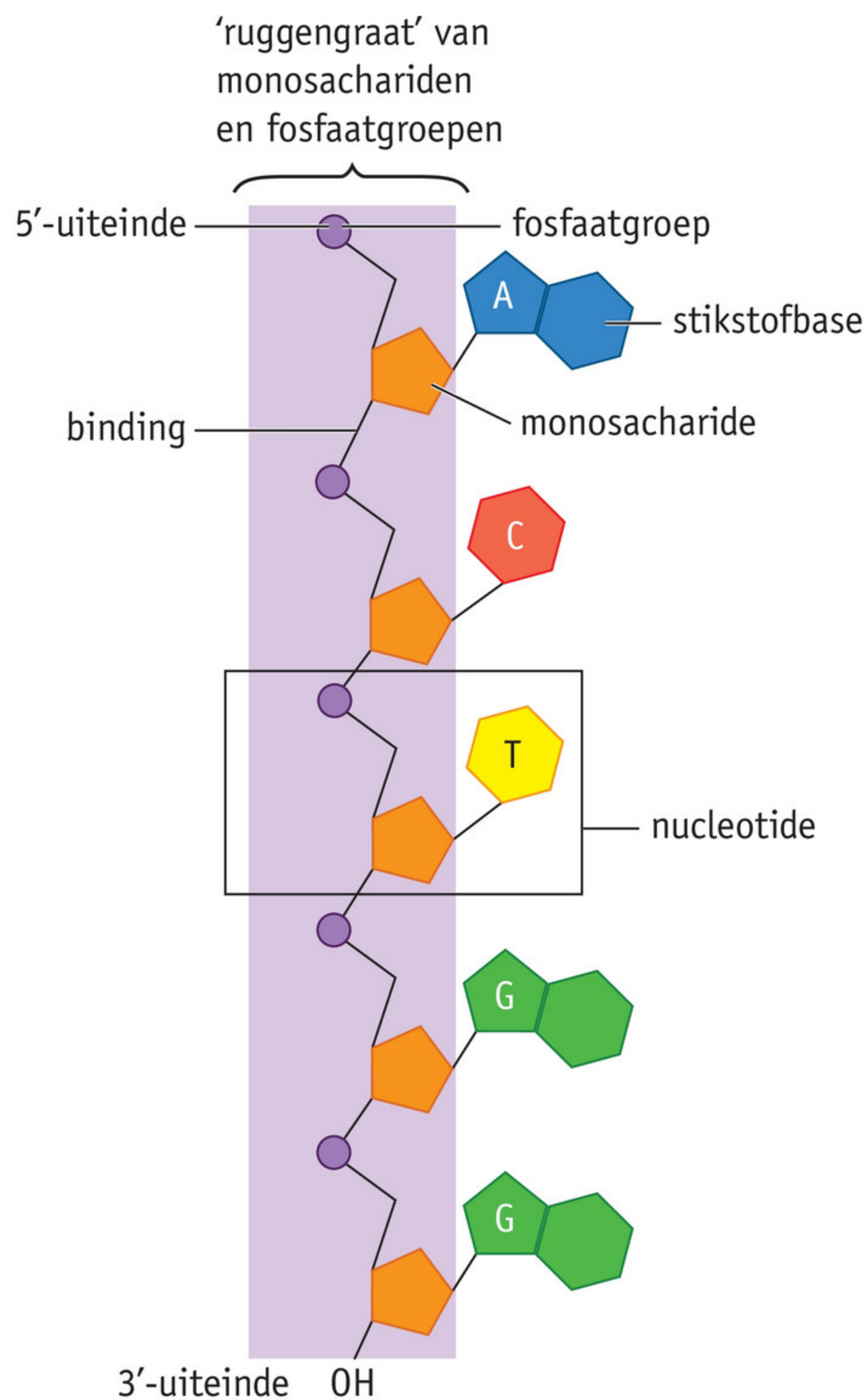


Desoxyribose heeft vijf C-atomen (zie afbeelding 3). De fosfaatgroep zit in een nucleotide gebonden aan het vijfde C-atoom en de stikstofbase aan het eerste C-atoom. Bij het aan elkaar koppelen van nucleotiden (polymerisatie) gaat het derde C-atoom van desoxyribose door een condensatiereactie een binding aan met de fosfaatgroep van het volgende nucleotide. De lange keten die zo ontstaat, is een polymeer van afwisselend aan elkaar gekoppelde monosachariden en fosfaatgroepen. In afbeelding 4 kun je zien dat de beide uiteinden van dit **enkelstrengs DNA-molecuul** verschillend zijn. Aan het ene uiteinde bevindt zich een fosfaatgroep (het **5'-uiteinde**). Aan het andere uiteinde bevindt zich een OH-groep die aan het derde C-atoom van desoxyribose vastzit (het **3'-uiteinde**). Dit onderscheid is belangrijk, omdat DNA altijd in de richting van het 3'-uiteinde naar het 5'-uiteinde wordt afgelezen en gekopieerd.

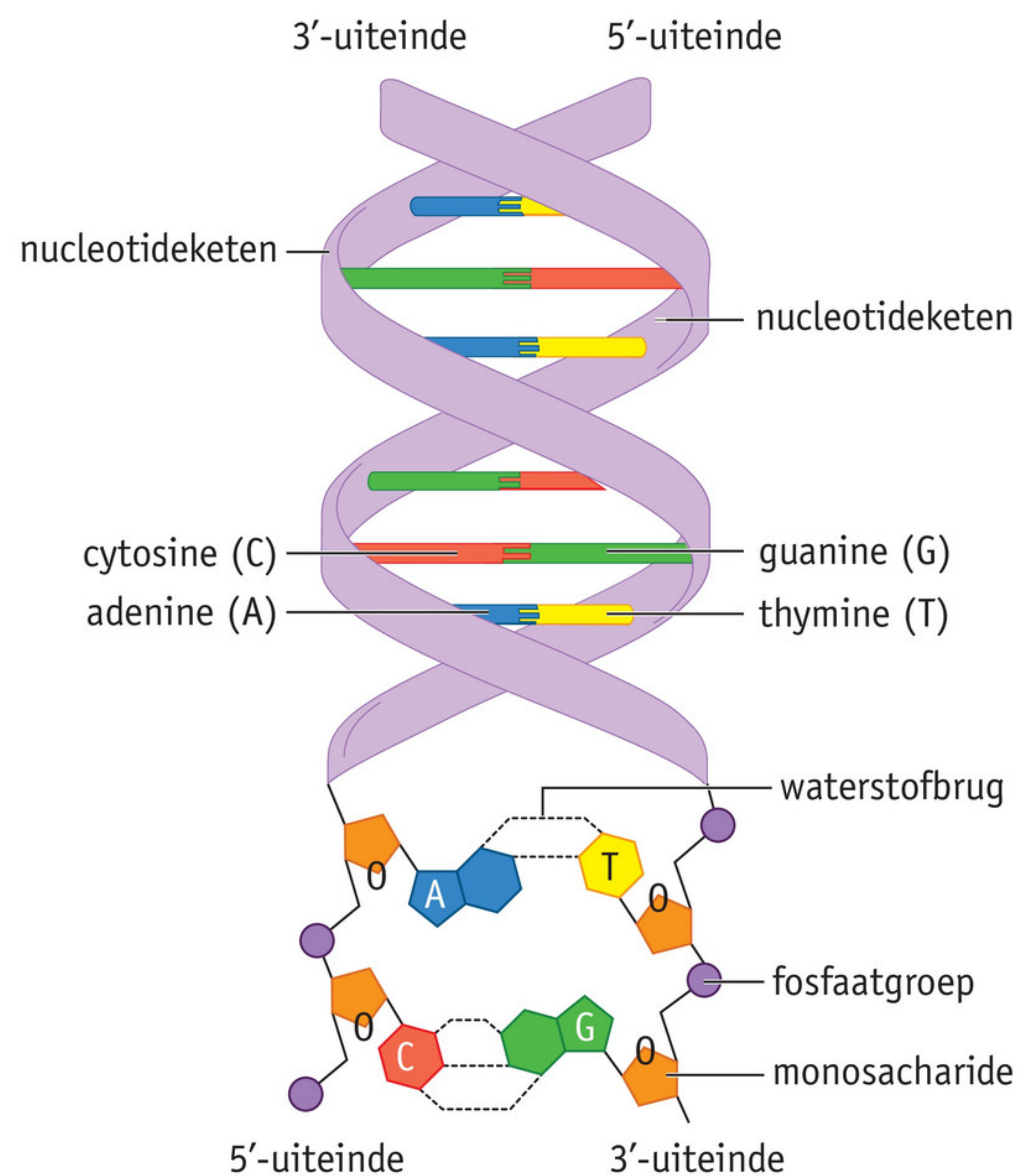
De stikstofbasen steken aan de zijkant uit de keten en kunnen door **basenparing** twee DNA-nucleotideketens met elkaar verbinden waarbij elke stikstofbase zijn vaste bindingspartner heeft. Adenine vormt altijd een paar met thymine en guanine met cytosine. Door deze vaste basenparing zijn de twee nucleotideketens van een DNA-molecuul complementair (zie afbeelding 5). De basenparing komt tot stand door waterstofbruggen. Dat zijn zwakke bindingen, maar door hun grote aantal

houden zij de twee nucleotideketens bijeen. In een **dubbelstrengs DNA-molecuul** hebben de ketens een **helixstructuur** (spiraalvorm). De ketens lopen in tegengestelde richting: de ene keten van 3' naar 5' en de andere van 5' naar 3'. Alle levende wezens hebben dubbelstrengs DNA.

▼ **Afb. 4** Aan elkaar gekoppelde nucleotiden in enkelstrengs DNA (schematisch).

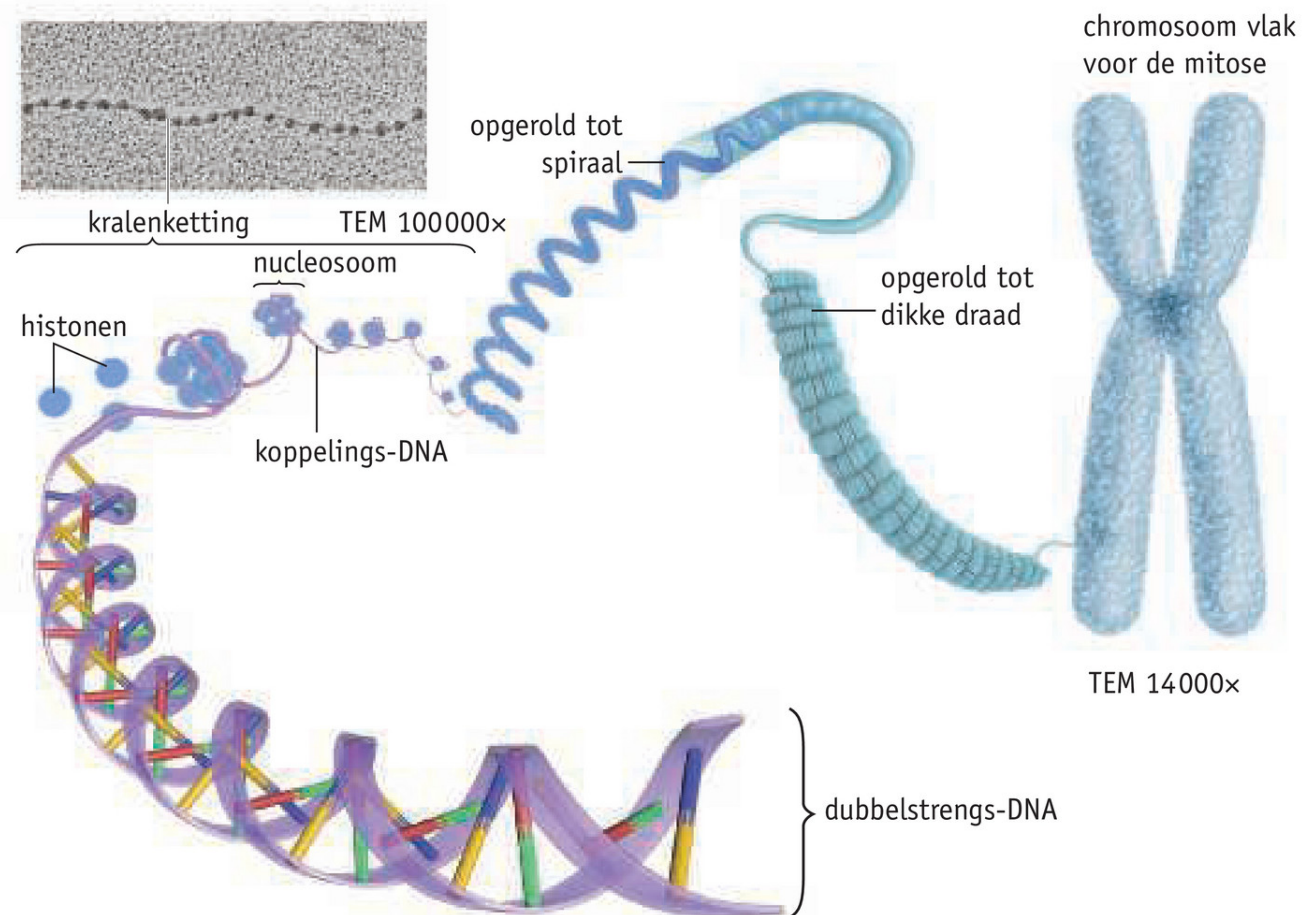


▼ **Afb. 5** In een dubbelstrengs DNA-molecuul liggen twee complementaire nucleotideketens in een helixstructuur om elkaar heen.



Bij eukaryoten is het DNA in de celkern verdeeld over verschillende chromosomen. Elk chromosoom bestaat uit een enkel, zeer lang dubbelstrengs DNA-molecuul. Het langste DNA-molecuul in een chromosoom van de mens is ongeveer vijf centimeter. Een DNA-molecuul past in een celkern doordat het een compacte vorm heeft. Afhankelijk van de fase van de celcyclus waarin de cel verkeert, is een DNA-molecuul strakker of losser opgerold. Het is eerst rond een aantal eiwitten gewikkeld: de **histonen**. Een aantal histonen vormt samen met het eromheen gewikkeld DNA een **nucleosoom**. Het DNA tussen twee opeenvolgende nucleosomen noem je koppelings-DNA. Door de afwisseling van koppelings-DNA en nucleosomen krijgt het DNA-molecuul het uiterlijk van een kralenketting (zie afbeelding 6). Voorafgaand aan een celdeling wordt deze kralenketting opgerold tot een spiraal (spiraliseren) die verder wordt opgerold tot een dikkere draad. Door lussen en vouwen kan het DNA nog compacter worden.

- **Afb. 6** Een DNA-molecuul van een eukaryoot wordt compacter gemaakt.



DNA-SEQUENTIE

De volgorde waarin nucleotiden in een DNA-molecuul zijn gerangschikt, noem je een **sequentie** (zie afbeelding 7). Een gen is een deel van een DNA-molecuul dat de code (DNA-sequentie) bevat waarmee ribosomen een of meer eiwitten kunnen synthetiseren. Doordat in de DNA-sequentie variaties voorkomen, zullen ribosomen verschillende soorten eiwitten synthetiseren.

- **Afb. 7** Een sequentie van nucleotiden in een enkelstrengs DNA-molecuul.

```
GATATTAGGTCCTGATTGCTAGCTAGCTAGCTAGCTAGCT
ATCGTCGATCGATCGATCGATTGGCTATCGATCGATCGAT
ATTCCGAGCTAGCTATATAGCTAGCTAGCTAGCTAGCGTA
TCGATCGCTGCTAGCTATATCCGATGCGCTATGCTAGCTG
GATATTAGGTCCTGATTGCTAGCTAGCTAGCTAGCTAGCT
ATCGTCGATCGATCGATCGATTGGCTATCGATCGATCGAT
ATTCCGAGCTAGCTATATAGCTAGCTAGCTAGCTAGCGTA
TCGATCGCTGCTAGCTATATCCGATGCGCTATGCTAGCTG
GATATTAGGTCCTGATTGCTAGCTAGCTAGCTAGCTAGCT
ATCGTCGATCGATCGATCGATTGGCTATCGATCGATCGAT
ATTCCGAGCTAGCTATATAGCTAGCTAGCTAGCTAGCGTA
TCGATCGCTGCTAGCTATATCCGATGCGCTATGCTAGCTG
GATATTAGGTCCTGATTGCTAGCTAGCTAGCTAGCTAGCT
ATCGTCGATCGATCGATCGATTGGCTATCGATCGATCGAT
ATTCCGAGCTAGCTATATAGCTAGCTAGCTAGCTAGCGTA
TCGATCGCTGCTAGCTATATCCGATGCGCTATGCTAGCTG
GATATTAGGTCCTGATTGCTAGCTAGCTAGCTAGCTAGCT
ATCGTCGATCGATCGATCGATTGGCTATCGATCGATCGAT
ATTCCGAGCTAGCTATATAGCTAGCTAGCTAGCTAGCGTA
TCGATCGCTGCTAGCTATATCCGATGCGCTATGCTAGCTG
ACTCGTAGCTAGCTAGCTAGCTAGCTAGCTAGCTAGCGCT
```


NIET-CODEREND DNA

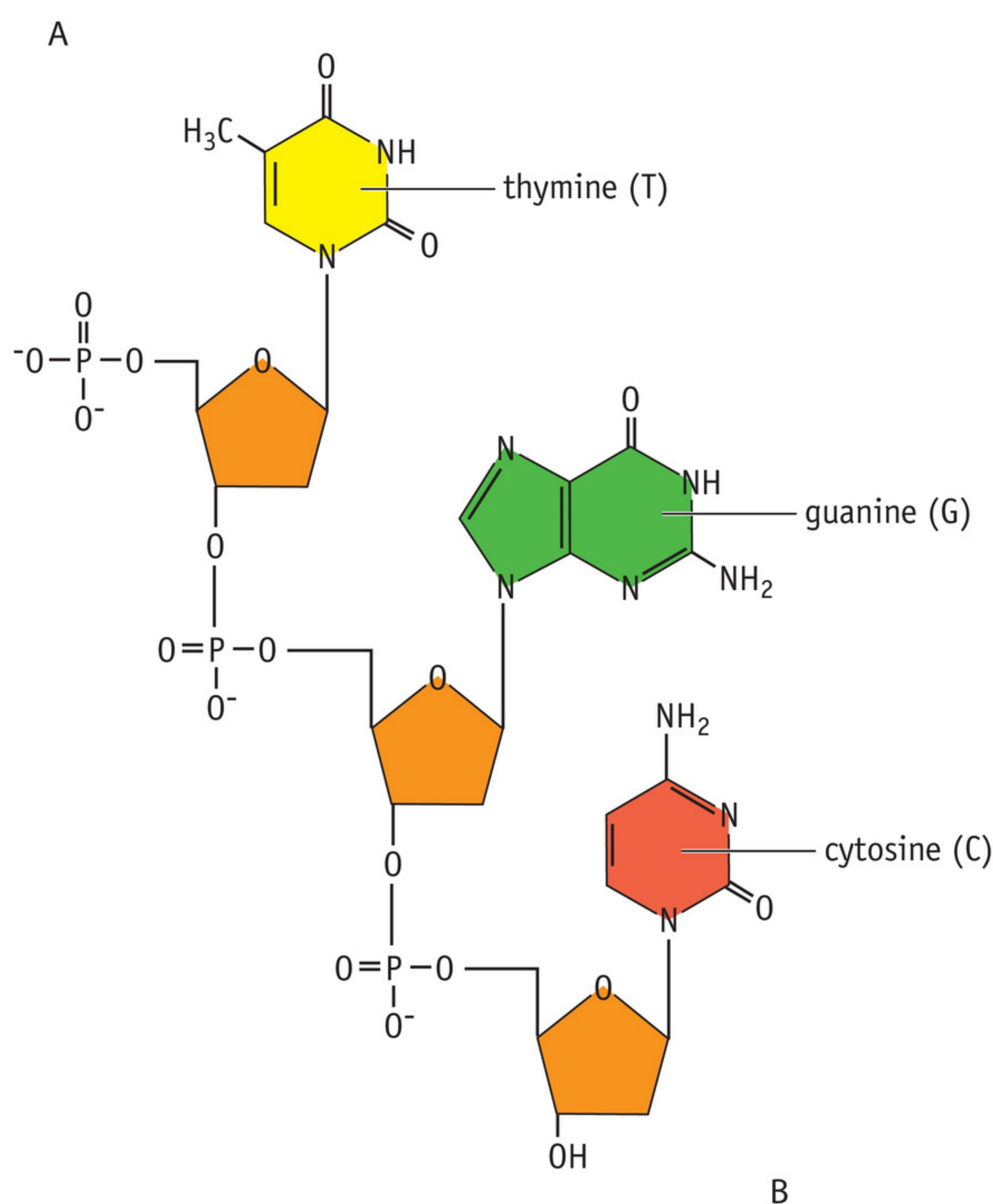
Bij sommige eukaryoten bestaat maar een klein deel van het DNA in een cel uit genen. Het overige DNA codeert niet voor eiwitten en wordt daarom **niet-coderend DNA** genoemd. Bij de mens bestaat ongeveer 98,5% van het genoom uit niet-coderend DNA. Ook binnen genen worden stukken coderend DNA afgewisseld met stukken DNA-sequentie die geen code bevatten. Aanvankelijk werd gedacht dat niet-coderend DNA geen functie had. Daarom werd het 'junk-DNA' genoemd. Wetenschappers hebben ontdekt dat sommige delen van het niet-coderend DNA niet coderen voor eiwitten maar voor andere moleculen. Deze moleculen hebben een regulerende functie bij de synthese van eiwitten. Soms heeft het niet-coderende DNA zelf een regulerende functie bij de eiwitsynthese. Een deel van het niet-coderend DNA bestaat uit **repetitief DNA**. Dat zijn herhalingen van korte nucleotidesequenties. Een ander deel bestaat uit genen die hun functie hebben verloren, zoals bijvoorbeeld een gen voor de aanmaak van eigeel bij zoogdieren.

opdrachten

- 1 In welke celorganellen van een bladcel bevindt zich het genoom van een tomatenplant?
- 2 Van dubbelstrengs DNA heeft één streng de nucleotidesequentie CGGATACGGTTA.
 - a Wat is de nucleotidesequentie van de complementaire streng?
 - b DNA is opgebouwd uit slechts vier verschillende nucleotiden. Hoe kunnen vier verschillende nucleotiden coderen voor heel veel verschillende eiwitten?
 - c Afbeelding 8 is de structuurformule van een klein deel van een DNA-molecuul.

Bevindt het 5'-uiteinde zich aan de A-kant of aan de B-kant van het DNA-molecuul? Leg je antwoord uit.

► **Afb. 8** Structuurformule van een klein deel van een DNA-molecuul.



- 3 Pseudogenen zijn genen die hun functie hebben verloren. Het gen voor de aanmaak van eigeel bij zoogdieren kun je een 'pseudogen' noemen.
- Leg uit waarom.
 - Mensen bezitten het gen voor de aanmaak van vitamine C in hun DNA, maar maken het toch niet zelf aan. De meeste andere zoogdieren doen dat wel. Leg uit waarom bij mensen het gen voor de aanmaak van vitamine C niet tot expressie komt (dus uit staat).

CONTEXT

Wetenschap

Drie biologische ouders

In april 2016 is voor het eerst een baby geboren uit twee eicellen. De baby heeft het DNA van drie ouders: twee moeders en een vader. De geboorte werd na vijf maanden bekendgemaakt door het wetenschappelijk tijdschrift *New Scientist*. De drie-oudertechniek was nodig, omdat de moeder van de baby een erfelijke DNA-afwijking (een mutatie) heeft in haar mitochondriën waardoor ze geen gezonde kinderen kan krijgen. Een tweede vrouw doneerde daarom haar eikel met gezonde mitochondriën. Mitochondriën bevatten maar een honderdste procent van het erfelijk materiaal van een mens. Laboranten transplanteerden vervolgens de kern uit de eikel van de moeder naar de donoreikel. Na bevruchting met een zaadcel werd de eikel bij de moeder ingebracht (zie afbeelding 9).

▼ **Afb. 9** Methode om te voorkomen dat mtDNA met erfelijke afwijkingen wordt doorgegeven aan een nakomeling.



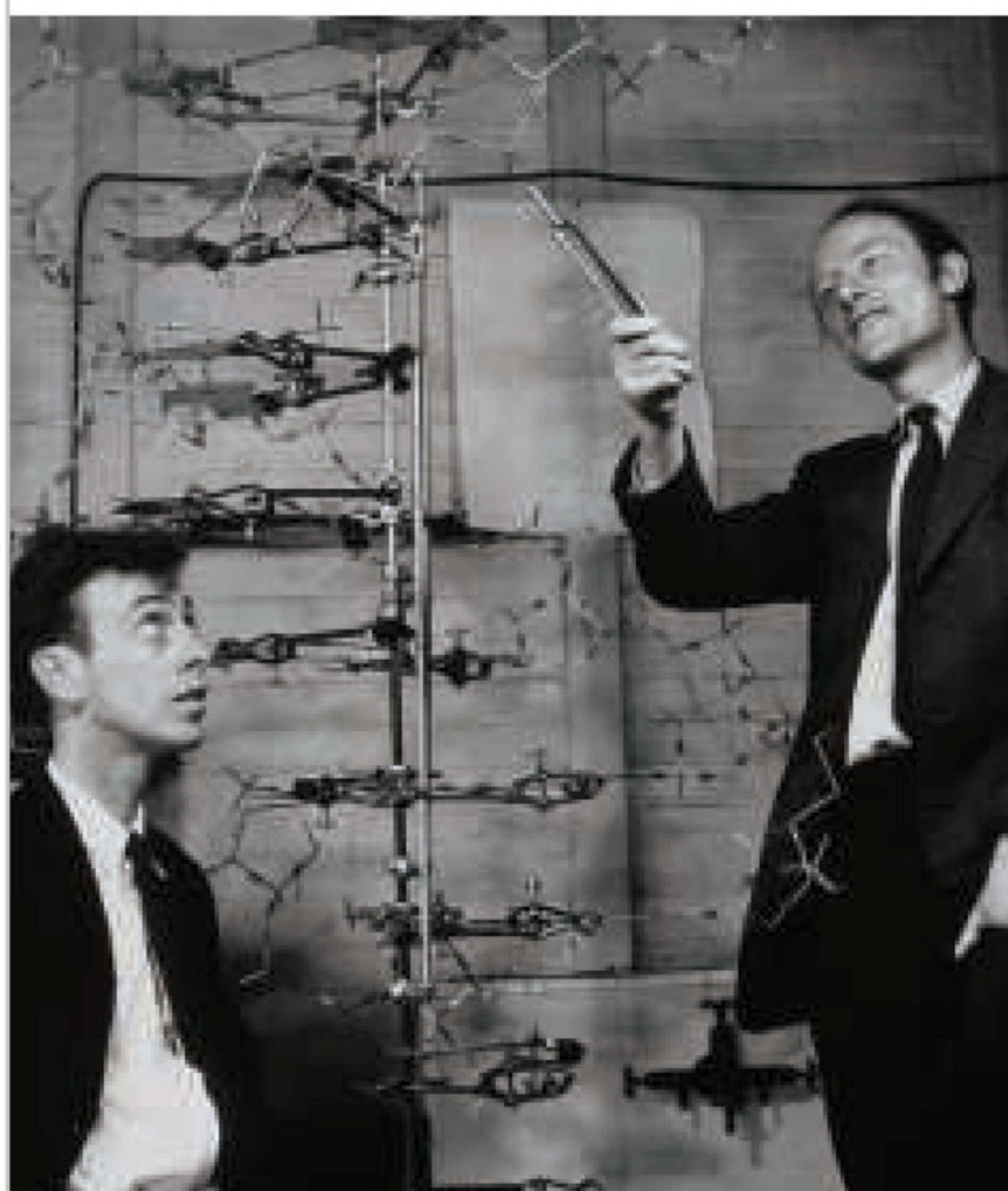
opdrachten

- 4 Mitochondriale aandoeningen komen vaak voor in weefsels en organen die veel energie nodig hebben.
- Leg dit uit.
 - Bij het voorkomen van de overerving van mitochondriale aandoeningen worden alleen de mitochondriën van de moeder vervangen en niet van de vader. Verklaar dit.
 - Volgens de arts gaat het kind niet op alle drie de ouders lijken. Leg dat uit.
- 5 Net als in kernDNA vinden in het gehele mtDNA mutaties plaats. Aangenomen wordt dat de mutatiesnelheid in de loop van het bestaan van de mens op aarde niet is veranderd. Deze gegevens werden gebruikt bij een onderzoek naar de verwantschap tussen verschillende bevolkingsgroepen. Uit dit onderzoek bleek dat de verschillen in mtDNA tussen autochtone bevolkingsgroepen onderling in Afrika groter zijn dan die tussen autochtone bevolkingsgroepen onderling in Oost-Azië. Welke bevolkingsgroepen hebben langere tijd onderling van elkaar geïsoleerd geleefd: de Afrikaanse bevolkingsgroepen of de Oost-Aziatische bevolkingsgroepen? Leg je antwoord uit.

Leerdoelen

- Je kunt het proces van DNA-replicatie toelichten en beschrijven hoe DNA-replicatie plaatsvindt.
- Je kunt uitleggen op welke manieren de basenvolgorde in het DNA kan worden bepaald en hoe met de verkregen gegevens door DNA-analyse de graad van verwantschap van soorten kan worden vastgesteld.

▼ **Afb. 10** Watson en Crick met het DNA-model.



► **Afb. 12** Een replicatiebel in een DNA-molecuul.

2 DNA-replicatie

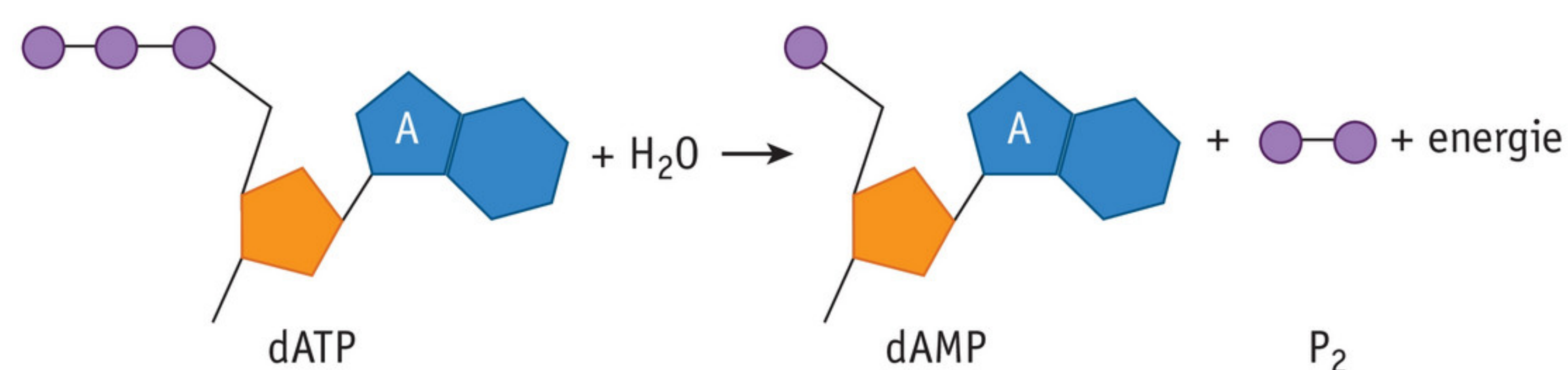
Voordat een cel deelt, wordt het DNA in de kern gekopieerd. Het DNA wordt bij de deling verdeeld over de dochtercellen. Hierdoor bezitten alle cellen in je lichaam een kopie van je DNA, behalve de rode bloedcellen.

REPLICATIESTARTPUNT EN REPLICATIEBEL

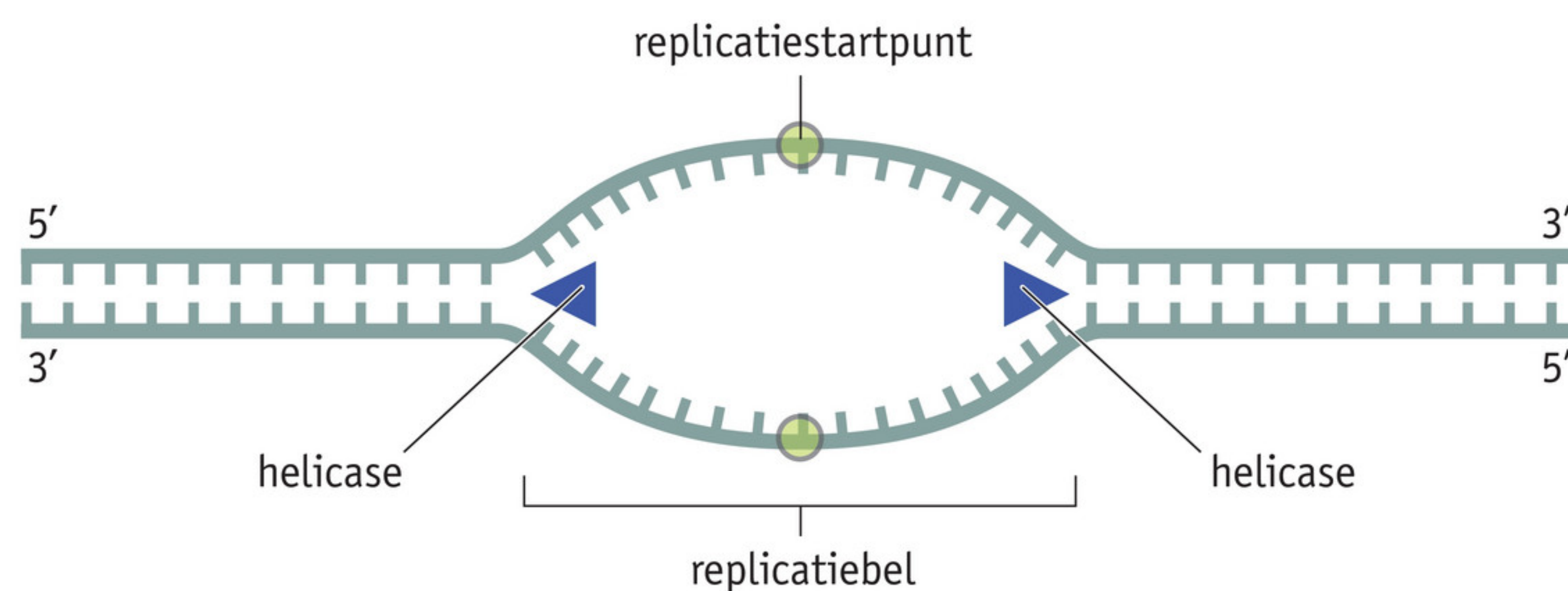
Dankzij onderzoek van andere wetenschappers is het Watson en Crick in 1953 gelukt om de structuur van DNA te bepalen (zie afbeelding 10) en te verklaren hoe de sequentie van nucleotiden in dubbelstrengs DNA door complementaire basenparing gemakkelijk kan worden gekopieerd.

Het kopiëren van het DNA (**DNA-replicatie**) vindt plaats tijdens de **S-fase** van de celcyclus. In het kernplasma bevinden zich onder andere de vrije nucleotiden dATP, dTTP, dGTP en dCTP. Ze bestaan elk uit desoxyribose (d), een base (A, T, G of C) en drie fosfaatgroepen (TP). De bindingen tussen de fosfaatgroepen bevatten veel chemische energie. Door twee fosfaatgroepen af te splitsen, komt energie vrij (zie afbeelding 11).

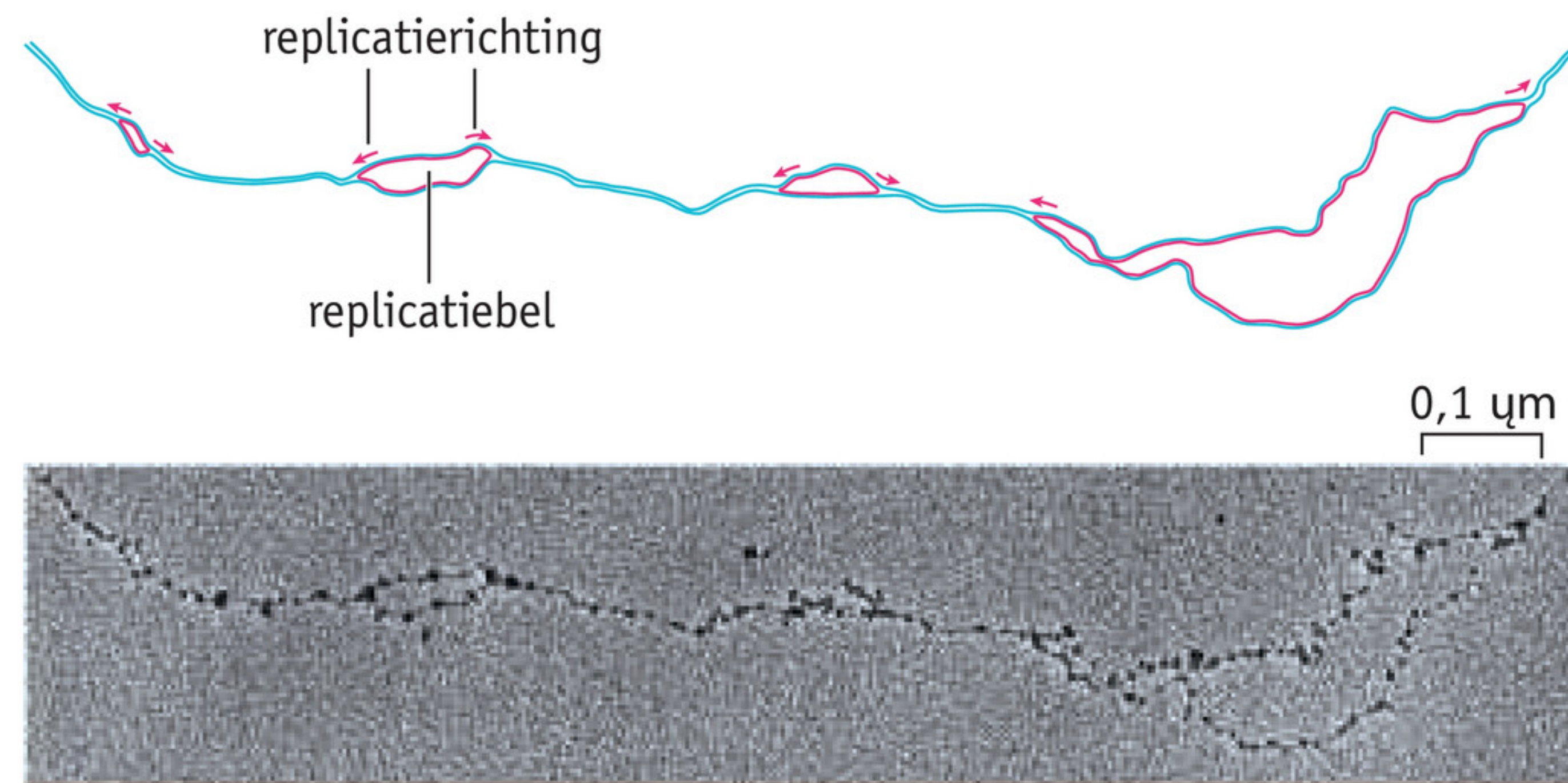
▼ **Afb. 11** dATP wordt omgezet in dAMP.



DNA-replicatie begint bij een replicatiestartpunt. In twee richtingen worden de waterstofbruggen tussen de basenparen verbroken door het enzym **helicase**. De helixstructuur verdwijnt vervolgens en de twee strengen van het DNA-molecuul gaan uit elkaar. Hierdoor ontstaat een **replicatiebel** (zie afbeelding 12). Bij eukaryote organismen bevat een DNA-molecuul meerdere replicatiestartpunten (zie afbeelding 13). Een DNA-molecuul van een prokaryoot organisme heeft slechts één replicatiestartpunt.



► **Afb. 13** Replicatiebellen in een eukaryoot DNA-molecuul.



CONSTANTE EN ONDERBROKEN REPLICATIE

Op de plaats waar de basenparing is verbroken, binden speciale eiwitten (SSBP's, single-strand DNA-binding proteins) aan de streng. Daardoor wordt voorkomen dat de vrijgekomen basen in een replicatiebel opnieuw waterstofbruggen gaan vormen met de vrijgekomen basen in de andere streng (zie afbeelding 14).

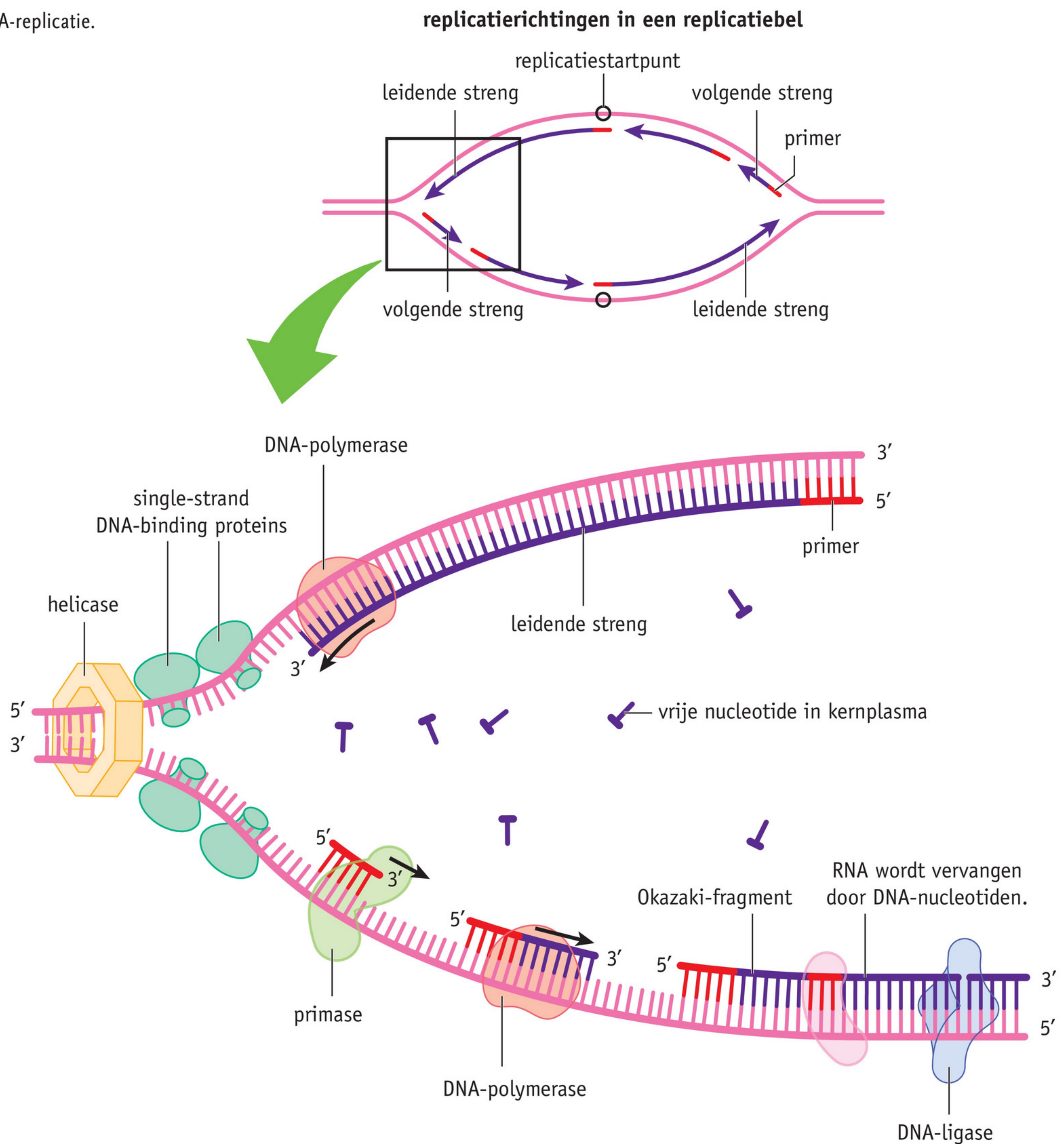
De replicatie begint met een **primer**. Dat is een kort stukje van het nucleïnezuur RNA dat wordt gesynthetiseerd door het enzym primase. Het is complementair aan een deel van de DNA-sequentie. DNA-polymerase kan namelijk alleen nucleotiden vastplakken aan het 3'-uiteinde van een al bestaande streng. Vanaf een primer kan het enzym **DNA-polymerase** vervolgens langs de enkelstrengs (single-strand) ketens schuiven en dATP, dTTP, dGTP of dCTP uit het kernplasma binden aan de vrijgekomen stikstofbasen. Hiervoor wordt de energie gebruikt die vrijkomt door het afsplitsen van twee fosfaatgroepen. Zo ontstaan twee dubbelstrengs DNA-moleculen die elk uit een oude en een nieuwe keten bestaan.

Doordat DNA-polymerase van het 3'-uiteinde naar het 5'-uiteinde een DNA-streng afleest (**afleesrichting**), wordt de nieuwe streng gesynthetiseerd in de richting van het 5'-uiteinde naar het 3'-uiteinde. Een volgend nucleotide bindt aan het 3'-uiteinde van een nucleotide dat al is ingebouwd. Langs beide nucleotideketens bewegen DNA-polymerase-enzymen zich in tegengestelde richting om een nieuwe keten te synthetiseren.

Replicatie langs een van de strengs in een replicatiebel vindt in twee richtingen plaats. In de ene richting kan DNA-polymerase vanaf het replicatiestartpunt het uit elkaar gaan van de ketens volgen om de **leidende streng** te synthetiseren.

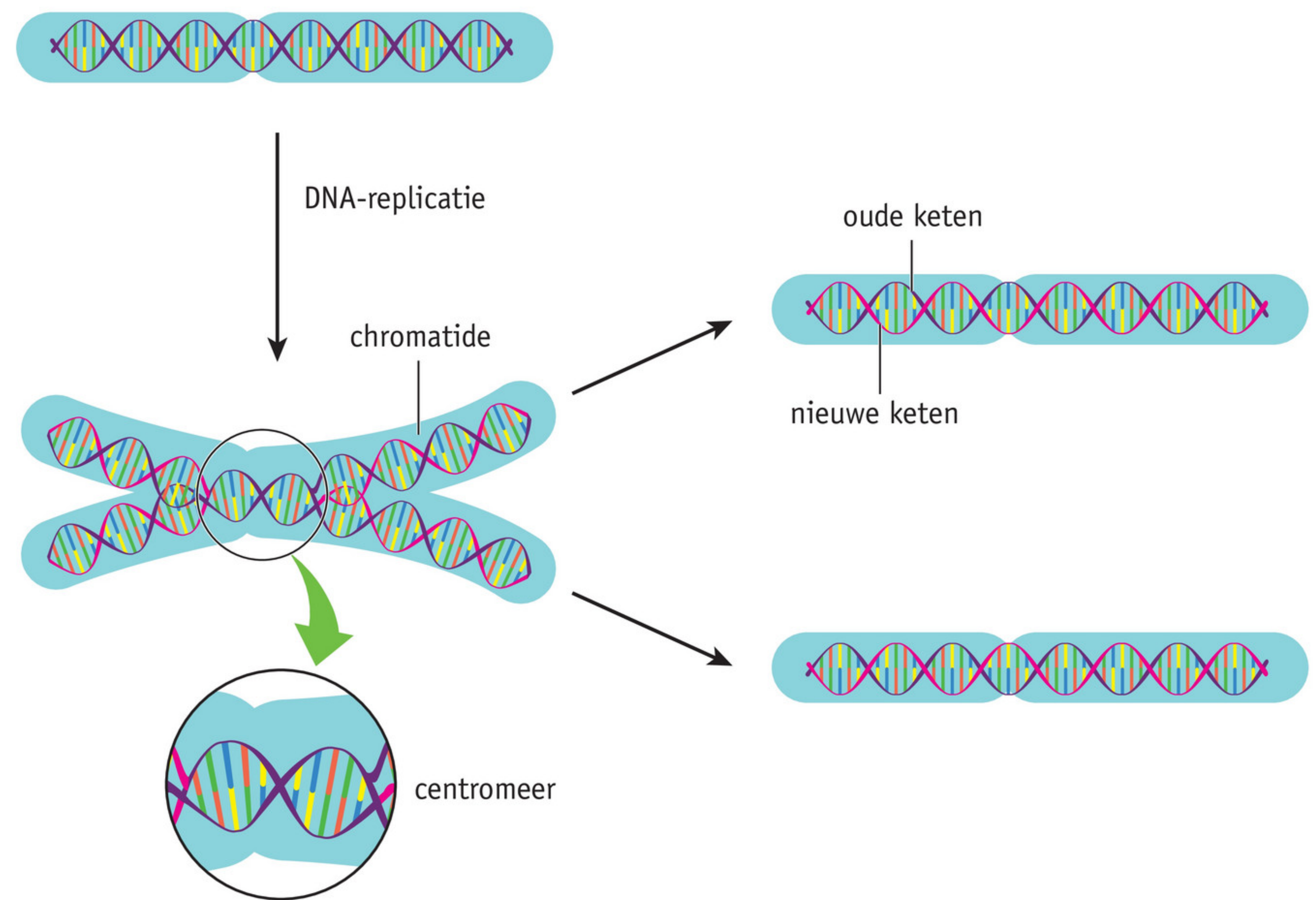
In de andere richting kan DNA-polymerase steeds maar korte stukjes DNA (**Okazaki-fragmenten**) synthetiseren vanaf een primer, doordat dit achterwaarts gebeurt. De RNA-primers worden vervangen door DNA-nucleotiden. Ten slotte koppelt het enzym **DNA-ligase** de Okazaki-fragmenten aan elkaar, waardoor de **volgende streng** wordt gevormd (zie afbeelding 14).

► Afb. 14 DNA-replicatie.



Op plaatsen waar een nieuwe complementaire nucleotideketen langs de oude keten is gevormd, neemt het DNA weer de helixstructuur aan. Het chromosoom bestaat nu uit twee chromatiden. Op de plaats van de centromeer worden de beide chromatiden nog door waterstofbruggen bij elkaar gehouden. Tijdens de mitose gaan de chromatiden uit elkaar en worden ze elk een chromosoom in een dochtercel. Elk DNA-molecuul bestaat dan uit een oude en een nieuwe keten (zie afbeelding 15).

- **Afb. 15** Na DNA-replicatie bestaat een DNA-molecuul in een dochtercel uit een oude en een nieuwe keten.



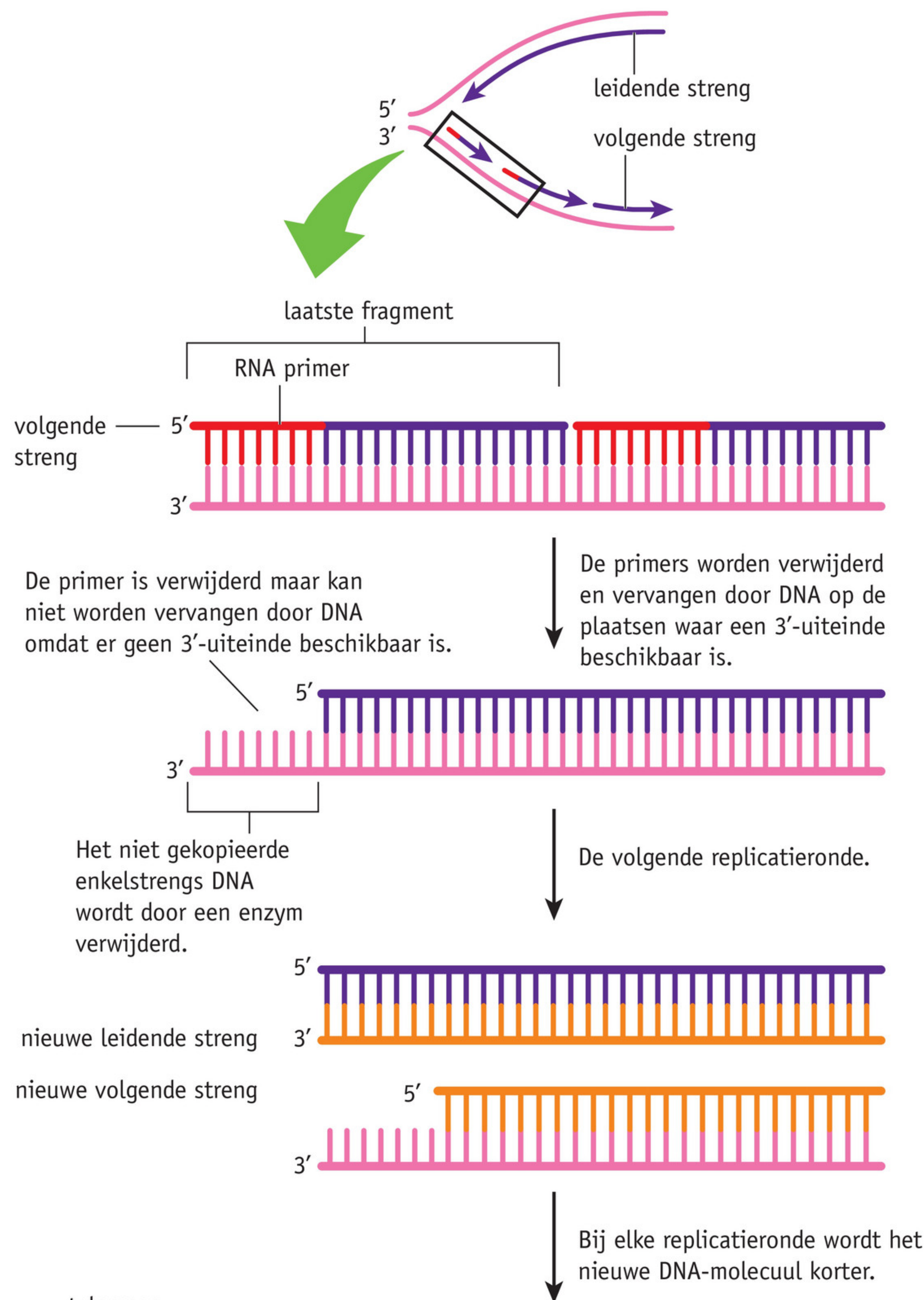
TELOMEREN EN VEROUDERING

Doordat de RNA-primer, die aan het uiteinde van de DNA-streng bindt, wordt verwijderd, kan DNA-polymerase het uiteinde van de volgende streng niet repliceren. Er is geen 3'-uiteinde beschikbaar waar het enzym nucleotiden aan kan binden (zie afbeelding 16). Het niet-gekopieerde enkelstrengs DNA van de oude streng wordt door een enzym verwijderd. Zo wordt het DNA-molecuul bij elke celdeling korter.

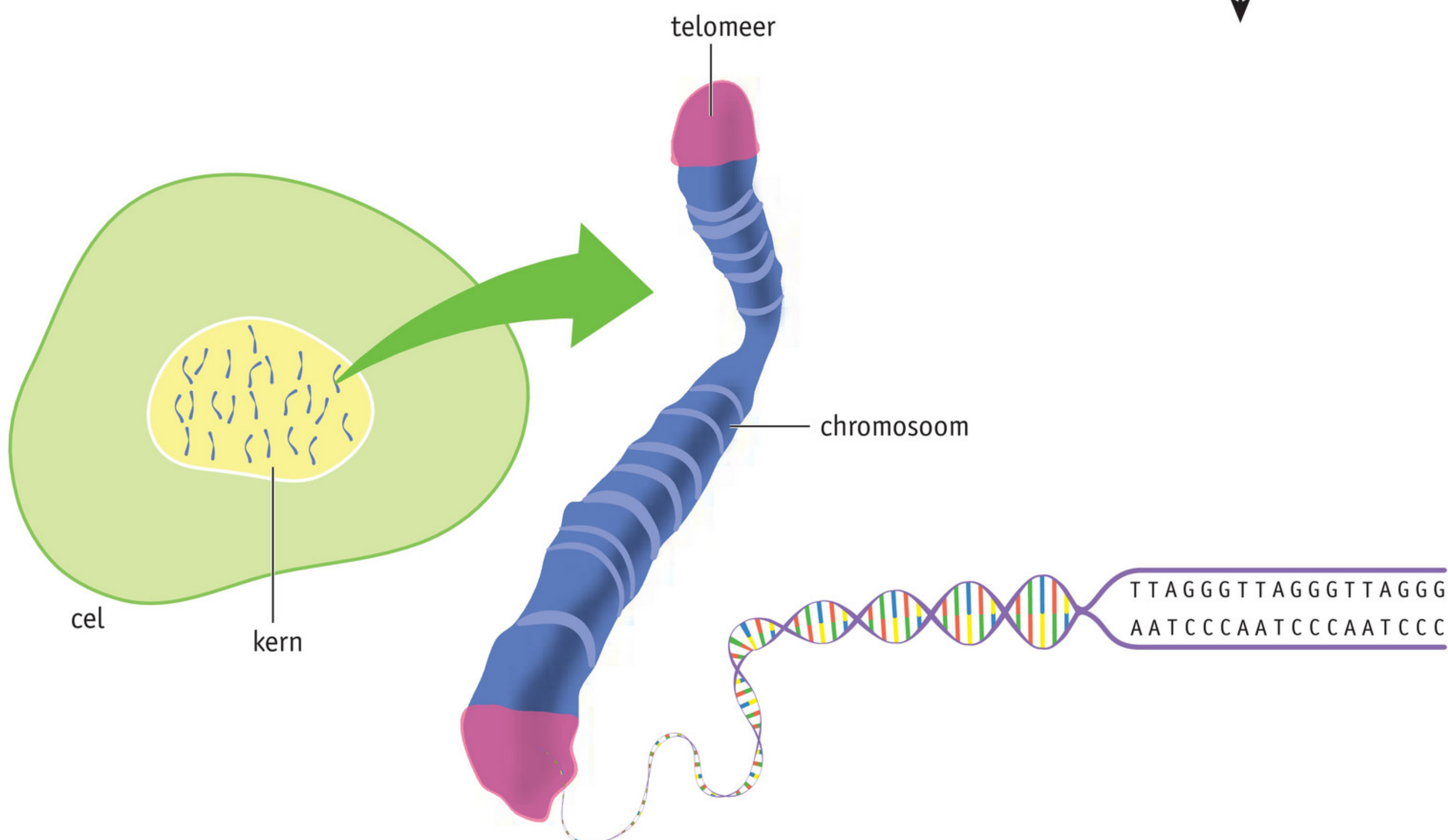
Om te voorkomen dat de genen in het DNA worden beschadigd, bezitten de uiteinden van chromosomen bij eukaryoten telomeren. Een **telomeer** bestaat uit niet-coderend DNA dat is ingekapseld in beschermende eiwitten. Bij mensen bestaat een telomeer uit repetitief DNA: herhalingen van de nucleotidevolgorde 5'-TTAGGG-3' (zie afbeelding 17). In een bevruchte eicel is een telomeer twintigduizend basenparen lang, bij de geboorte nog elfduizend basenparen. Bij elke celdeling wordt een telomeer korter. Na ongeveer vijftig celdelingen is er nog maar een vijfde deel van het telomeer over en kan een cel zich niet meer delen. De cel ondergaat dan apoptose (geprogrammeerde celdood).

De levensduur van de cellen van een organisme hangt af van de lengte van de telomeren en de snelheid waarmee ze korter worden. Dit is bepalend voor de snelheid van de veroudering van een organisme. Mensen gaan niet dood doordat hun cellen niet meer kunnen delen. Daar worden ze niet oud genoeg voor. Ze sterven aan, bijvoorbeeld, kanker of een hartaanval.

- **Afb. 16** Een DNA-molecuul wordt bij elke DNA-replicatie korter.



- ▼ **Afb. 17** Telomeren aan de uiteinden van een chromosoom.



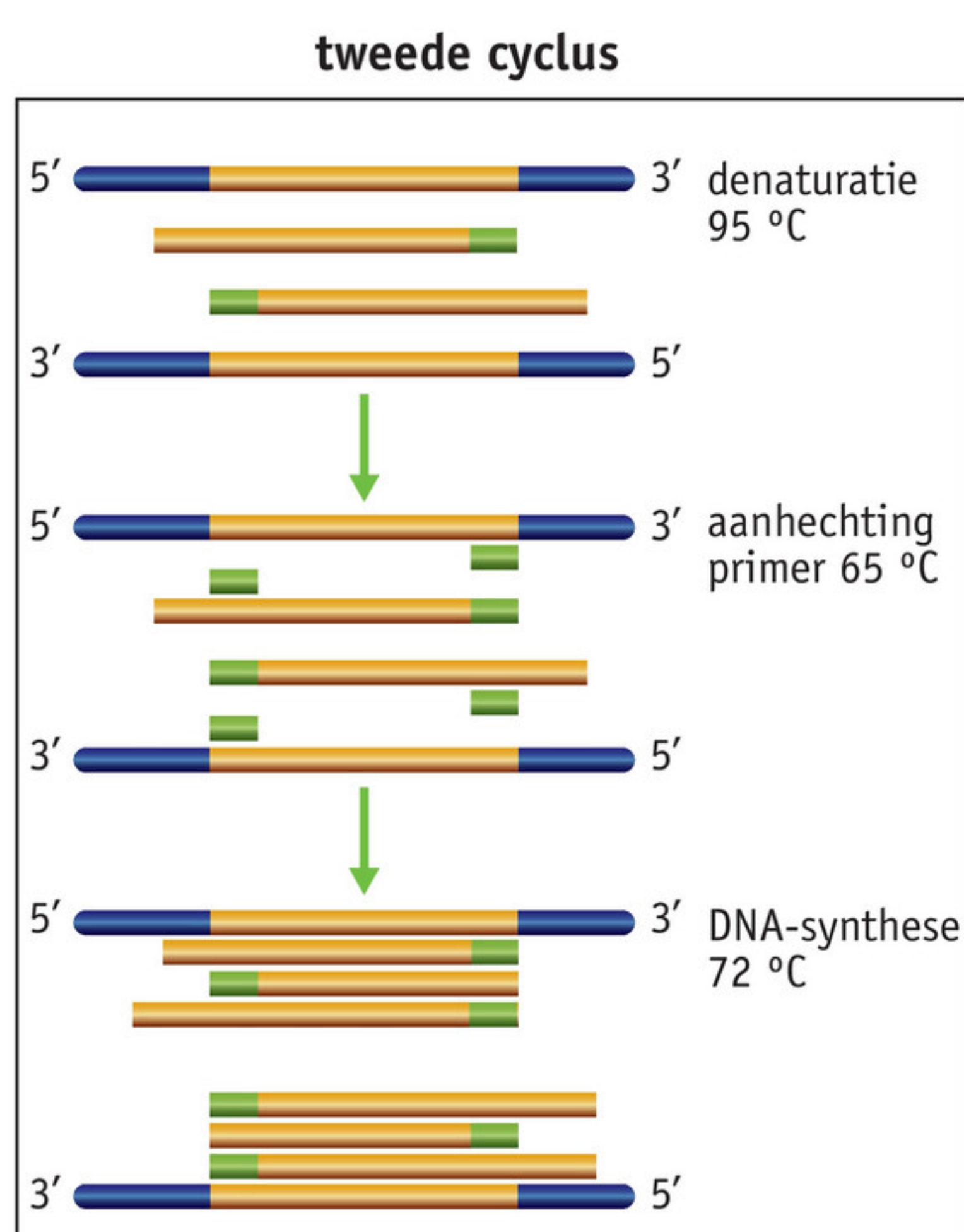
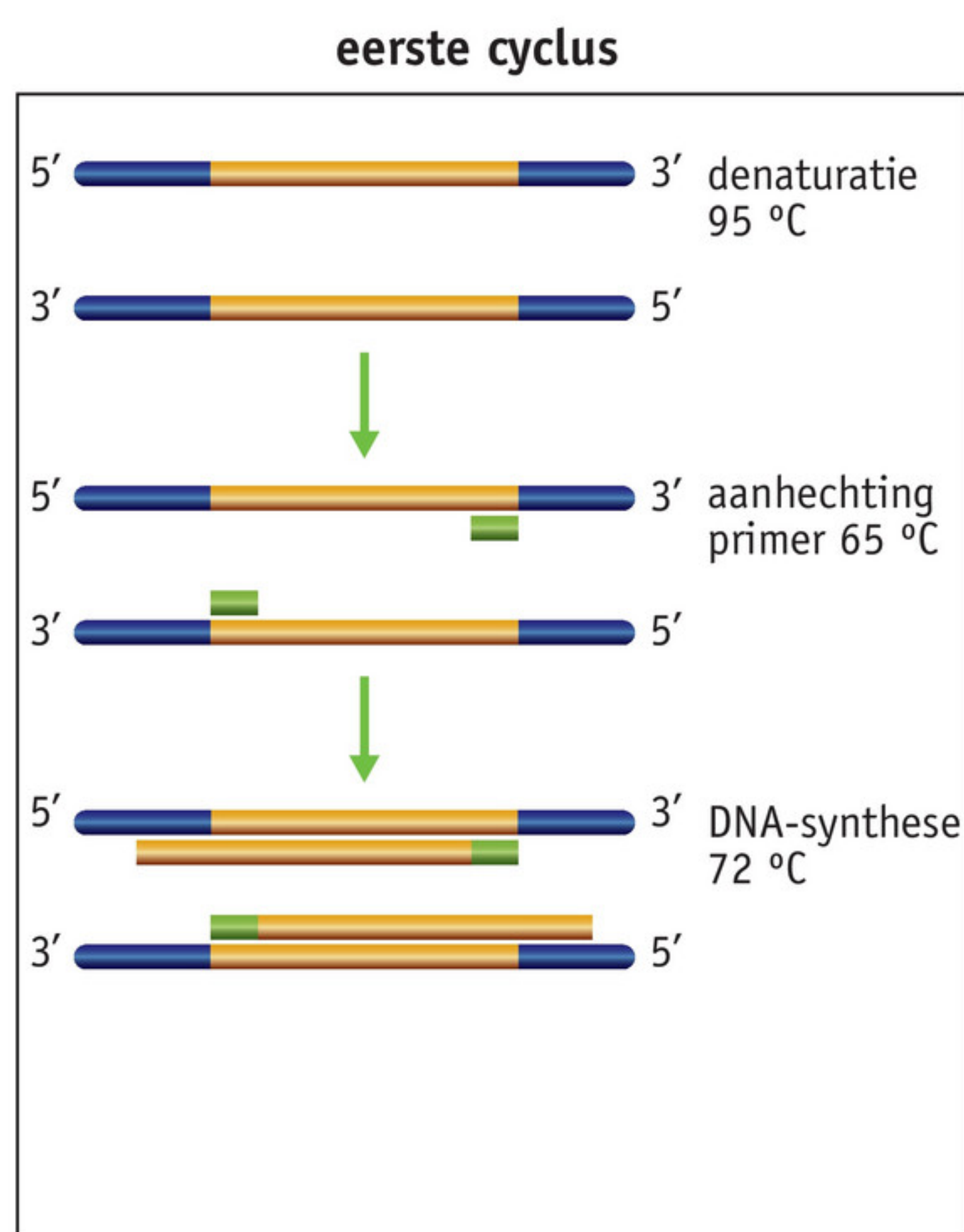
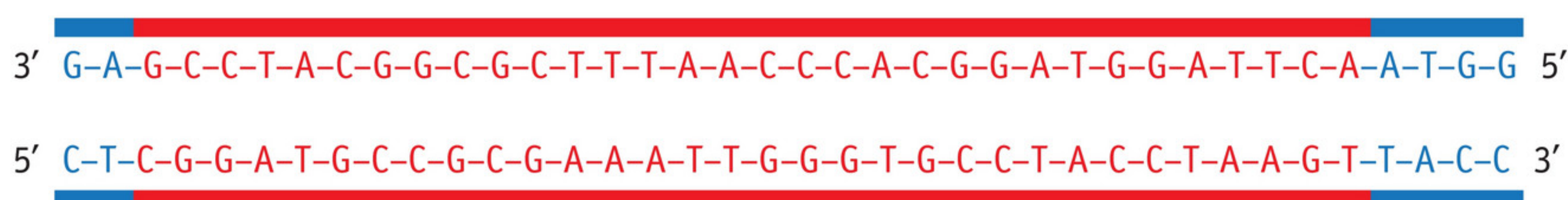
opdrachten

- 6 Gebruik bij deze opdracht je **Binas** (tabel 71D).
- Welk enzym komt in actie bij DNA-replicatie nadat de helixstructuur is verdwenen en de twee strengen van het DNA-molecuul uit elkaar zijn gegaan om een replicatiebel te vormen?
 - De DNA-replicatie bij een van beide ketens verloopt langzamer dan bij de andere keten. Verklaar dit verschil.
 - Welke omzetting vindt plaats wanneer een dTTP-molecuul bij DNA-replicatie door DNA-polymerase wordt ingebouwd?
- 7 In afbeelding 18 is het gewichtspercentage van de vier verschillende stikstofbasen in het totale DNA van enkele organismen weergegeven.
- Leg uit dat het gewichtspercentage van adenine vrijwel gelijk is aan dat van thymine.

► **Afb. 18** Het gewichtspercentage van de vier verschillende stikstofbasen in het totale DNA van enkele organismen.

Organisme	A	T	C	G
<i>E. coli</i> (darmbacterie)	26,0	23,9	24,9	25,3
Gist	31,3	32,9	18,7	17,1
Haring	27,8	27,5	22,2	22,6
Mens	30,9	29,4	19,9	19,8

- Een onderzoeker slaagt erin vrije nucleotiden in cellen te merken met radioactieve H-atomen. Hierna wordt gedurende de S-fase van een celcyclus gelabeld DNA gevormd. Bevatten beide chromatiden, die tijdens deze celcyclus worden gevormd, gelabeld DNA of slechts een van beide chromatiden? Leg je antwoord uit. Gebruik bij deze opdracht je **Binas** (tabel 76A).
- 8 Bij de bacterie *Escherichia coli* (*E. coli*) bedraagt de replicatiesnelheid van een DNA-molecuul duizend nucleotiden per seconde. Het circulair DNA van deze bacterie bevat zo'n vijf miljoen basenparen. De DNA-replicatie verloopt in twee richtingen.
- Hoeveel minuten zijn er nodig voor de replicatie van dit chromosoom?
 - Het genoom van de fruitvlieg *Drosophila melanogaster* bestaat uit honderdtwintig miljoen basenparen. Dat is bijna 24× zo veel als dat van *E. coli*. Toch duurt de replicatie tijdens de S-fase maar acht minuten. Hoe kan de replicatie zo snel verlopen?
- 9
- Prokaryoten hebben geen telomeren. Verklaar dit verschil met eukaryoten.
 - In afbeelding 16 is te zien hoe een DNA-molecuul bij de DNA-replicatie aan één kant korter wordt. Leg uit waarom bij een chromatide de telomeren aan beide kanten korter worden.
 - Wanneer er bij een controle tijdens de celcyclus blijkt dat telomeren onvoldoende lengte hebben, wordt de celcyclus onderbroken en stopt de cel voorgoed met delen. In welke fase van de celcyclus bevindt een dergelijke cel zich? Gebruik bij deze opdracht je **Binas** (tabel 76A).

▼ **Afb. 19** PCR.► **Afb. 20** Dubbelstrengs DNA.**PCR**

Het DNA dat uit de cellen van een organisme wordt geïsoleerd, is meestal te weinig voor onderzoek. Door **PCR** (Polymerase Chain Reaction) kunnen een of meer specifieke gedeelten uit het DNA in een PCR-machine worden gekopieerd tot er genoeg is voor onderzoek. Bij PCR worden korte stukjes DNA van twintig tot dertig nucleotiden gebruikt als primers. Ze worden gemaakt in een laboratorium en zijn complementair aan een deel van het DNA dat de onderzoeker door PCR wil vermenigvuldigen. DNA-polymerase kan vanaf het 3'-uiteinde van de primer nieuwe nucleotiden vastplakken en zo van enkelstrengs DNA dubbelstrengs DNA maken. Bij PCR zijn twee verschillende primers nodig, voor elke DNA-streng één. Behalve primers zijn voor PCR de stukjes DNA die worden gekopieerd, DNA-polymerase en DNA-nucleotiden nodig. In de PCR-machine wordt het DNA verhit tot ongeveer 95 °C (zie afbeelding 19). De twee strengen van het DNA gaan hierdoor uit elkaar (denaturatie). Vervolgens wordt de temperatuur verlaagd tot ongeveer 65 °C. De primers hechten zich dan aan de twee enkelvoudige DNA-strengen. Eén primer past op het begin van het te kopiëren stuk DNA van de ene streng, de andere primer past op het begin van het te kopiëren stuk DNA van de andere streng. Daarna wordt de temperatuur weer verhoogd tot 72 °C. DNA-polymerase gaat dan vanaf de primer op het 3'-uiteinde de keten verlengen. Zo ontstaan twee dubbele DNA-strengen. Deze cyclus wordt herhaald totdat er voldoende DNA is voor verder onderzoek.

opdracht

- 10 a Welke verbindingen worden verbroken tijdens de denaturatiefase van PCR?
- b De complementaire sequentie van een primer mag in het DNA dat door PCR wordt vermenigvuldigd, slechts één keer voorkomen. Leg dat uit.
- c Uit het dubbelstrengs DNA van afbeelding 20 moet het rode gedeelte worden vermeerderd door PCR.
Noteer de nucleotidevolgorde van de primers die nodig zijn voor PCR. Ga ervan uit dat ze uit drie nucleotiden bestaan. Noteer de volgorde van 5' naar 3'.
- d In werkelijkheid is de ideale lengte van een primer voor PCR 18 tot 22 nucleotiden lang.
Waardoor is een primer die uit drie nucleotiden bestaat, niet geschikt voor PCR?
- e Bij PCR wordt een speciaal soort DNA-polymerase gebruikt: Taq-polymerase. Dit enzym is afkomstig van bacteriën die leven in hete bronnen.
Wat maakt Taq-polymerase zo geschikt voor het gebruik bij PCR?

SEQUENSEN EN GELELEKTROFORESE

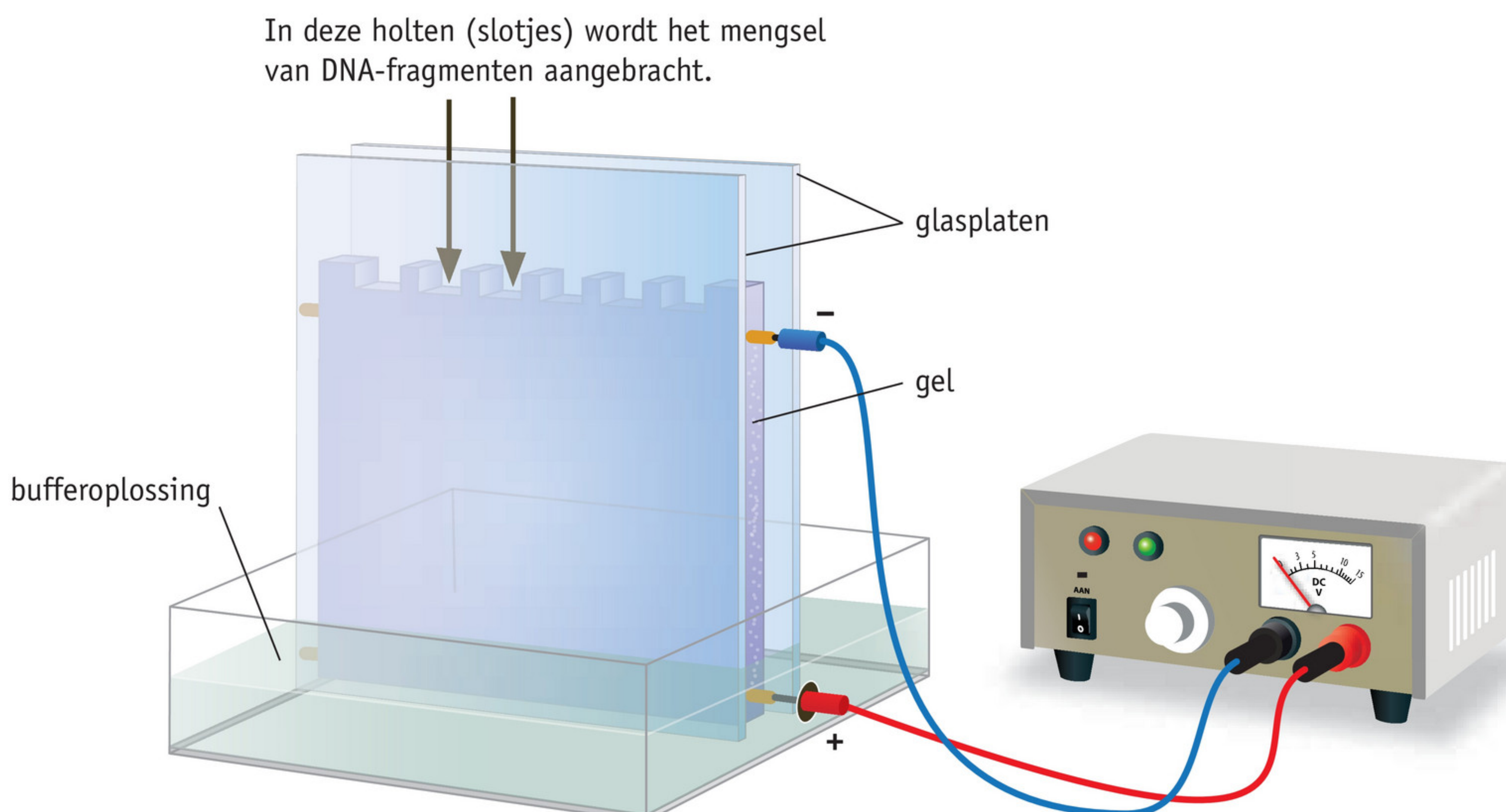
Het bepalen van de nucleotidevolgorde van het DNA heet **sequensen**. Een stukje DNA waarvan je de nucleotidesequentie wilt bepalen, kopieer je eerst miljoenen malen door middel van PCR. Daarna scheid je de stukjes dubbelstrengs DNA. Voor het bepalen van de nucleotidevolgorde gebruik je alleen de leidende strengen. Een methode voor sequencing is een speciale PCR-reactie die wordt gevolgd door gelelektroforese.

Bij de speciale PCR-reactie zijn verschillende didesoxynucleotiden (ddA, ddC, ddG en ddT) benodigd. Dit zijn moleculen die op normale nucleotiden lijken, maar geen OH-groep hebben aan het 3'-uiteinde. Hierdoor stopt de DNA-replicatie nadat er een didesoxynucleotide is ingebouwd. Aan elk van de vier didesoxynucleotiden is bovendien een stof gebonden die in een bepaalde kleur fluoresceert (label).

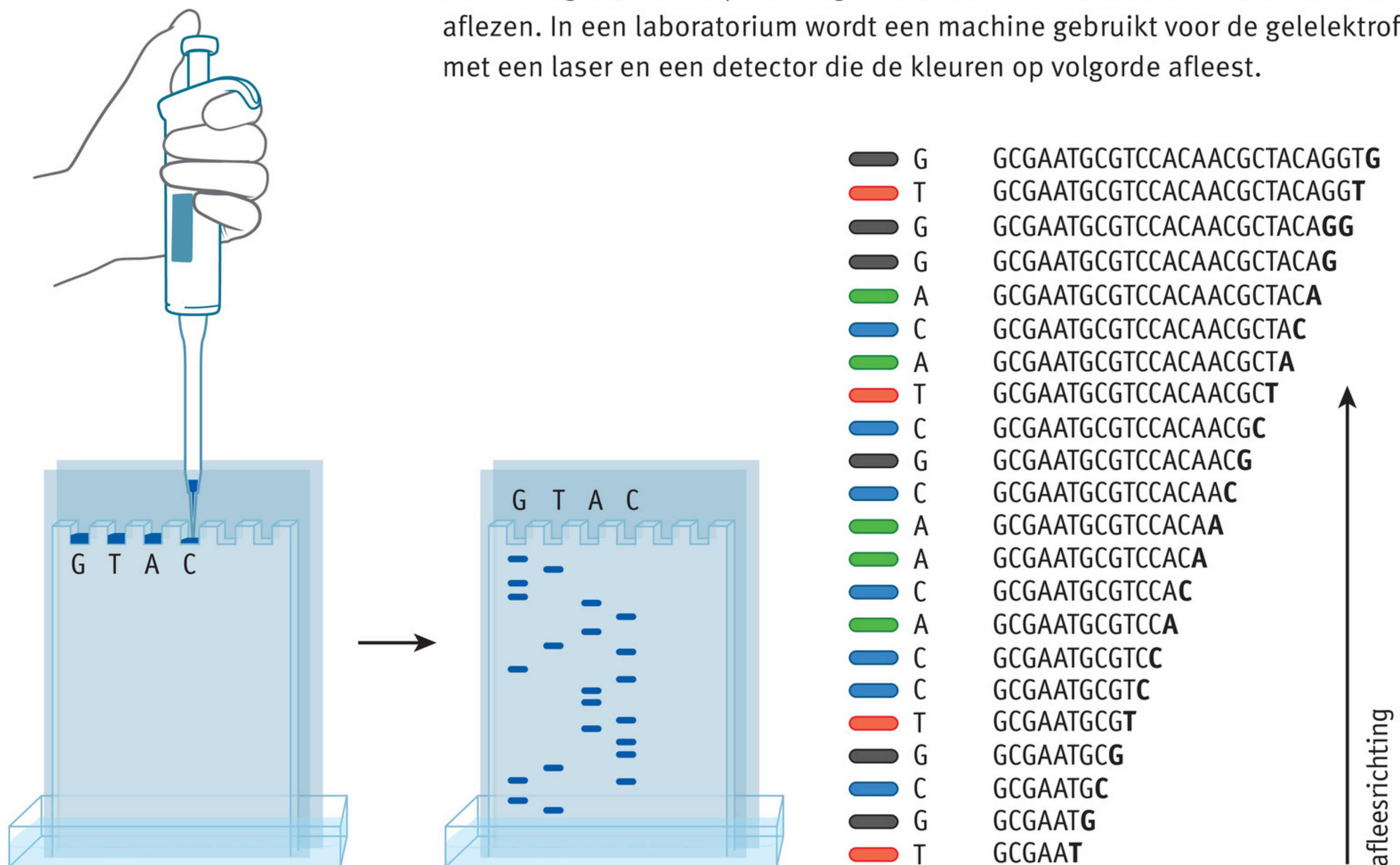
Eerst voeg je in een reageerbuis ddA met een fluorescerend label toe aan de leidende strengen, DNA-polymerase, DNA-nucleotiden en primers. De reageerbuis plaats je in een PCR-machine. Na verloop van tijd worden bij de DNA-synthese steeds meer kopieën afgesloten met een didesoxynucleotide. De ene keer gebeurt dat al nadat er nog maar een korte keten is gevormd. De andere keer nadat er een langere keten is gevormd. Uiteindelijk komen alle mogelijke eindpunten aan de beurt. De reageerbuis bevat een verzameling DNA-fragmenten van alle mogelijk verschillende lengten met ieder een gelabeld didesoxynucleotide A op het eind. Vervolgens herhaal je deze procedure met de didesoxynucleotiden C, T en G.

Na PCR zijn er veel gelabelde DNA-fragmenten ontstaan die in lengte verschillen. Door **gelelektroforese** kunnen deze DNA-fragmenten, onder invloed van elektrische spanning, in een gel op lengte worden gescheiden. De gel bestaat uit een netwerk van vezels die een moleculaire zeef vormen. De gel wordt in een bufferoplossing gelegd en het mengsel van DNA-fragmenten wordt aangebracht aan de kant van de negatieve pool van de opstelling (zie afbeelding 21).

▼ **Afb. 21** Een opstelling voor gelelektroforese.



▼ **Afb. 22** Sequensen door gelelektroforese.



NIEUWE TECHNIEKEN

Het nadeel van gelelektroforese is dat het een voor een aflezen van de nucleotiden veel tijd kost. Het aflezen van de drie biljoen basenparen van het eerste volledige genoom van een mens met deze methode duurde vijftien jaar. Nieuwe technieken zijn goedkoper en veel sneller. Het sequensen van een genoom van een mens kan nu in één dag. Deze technieken zijn ook in staat grotere stukken DNA tegelijkertijd te sequensen en dus geschikt voor het ontrafelen van hele genomen. Het resultaat analyseren en interpreteren neemt veel meer tijd in beslag. De variatie in de DNA-sequentie kan bijvoorbeeld informatie geven over verwantschap, het risico om bepaalde lichamelijke of geestelijke ziekten te ontwikkelen, de reactie op bepaalde medicijnen en het al of niet voorkomen van erfelijke ziekten bij een persoon.

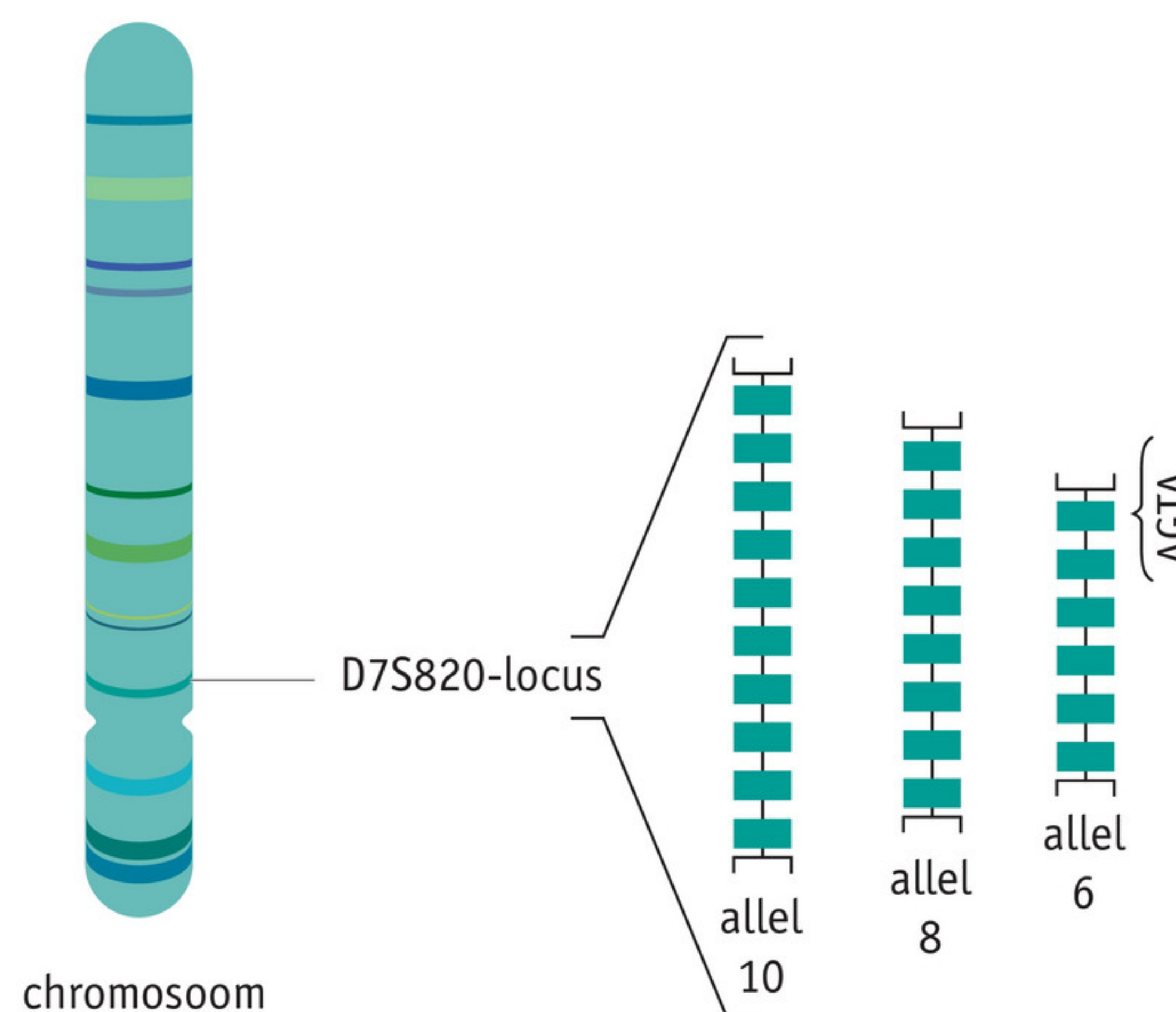
opdracht

- 11 DNA-replicatie stopt bij PCR wanneer een didesoxynucleotide aan de DNA-keten wordt toegevoegd.
 - a Leg uit waardoor het dan stopt.
 - b Hoeveel verschillende soorten primers worden gebruikt bij PCR om de nucleotidesequentie van een DNA-fragment te kunnen bepalen? Leg je antwoord uit.

DNA-FINGERPRINTING EN RESTRICTIE-ENZYMEN

In niet-coderend DNA bevinden zich bepaalde loci die bestaan uit repetitief DNA, zoals CACACA of AGTAAGTAAGTA. Ze zijn voor elke persoon uniek, want het aantal herhalingen in repetitief DNA verschilt van persoon tot persoon. Voor een bepaalde locus met repetitief DNA (D7S820) bestaan verschillende allelen (zie afbeelding 23). Er bestaat een allel met zes repeats, een allel met acht repeats en een allel met tien repeats voor deze locus. De allelen worden genummerd naar het aantal repeats. Allel 10 heeft dus tien repeats. Chromosomen komen in lichaamscellen in paren voor en dus heeft een persoon per locus twee allelen. Deze allelen kunnen hetzelfde zijn, bijvoorbeeld elk chromosoom heeft allel 8 op locus D7S820. De allelen kunnen ook verschillen. Doordat elk mens één chromosoom van zijn moeder en één van zijn vader erft, levert deze combinatie een uniek patroon van repetitief DNA op. Je noemt een DNA-profiel daarom ook wel een **DNA-fingerprint**. Met behulp van een DNA-profiel is het mogelijk een persoon te identificeren.

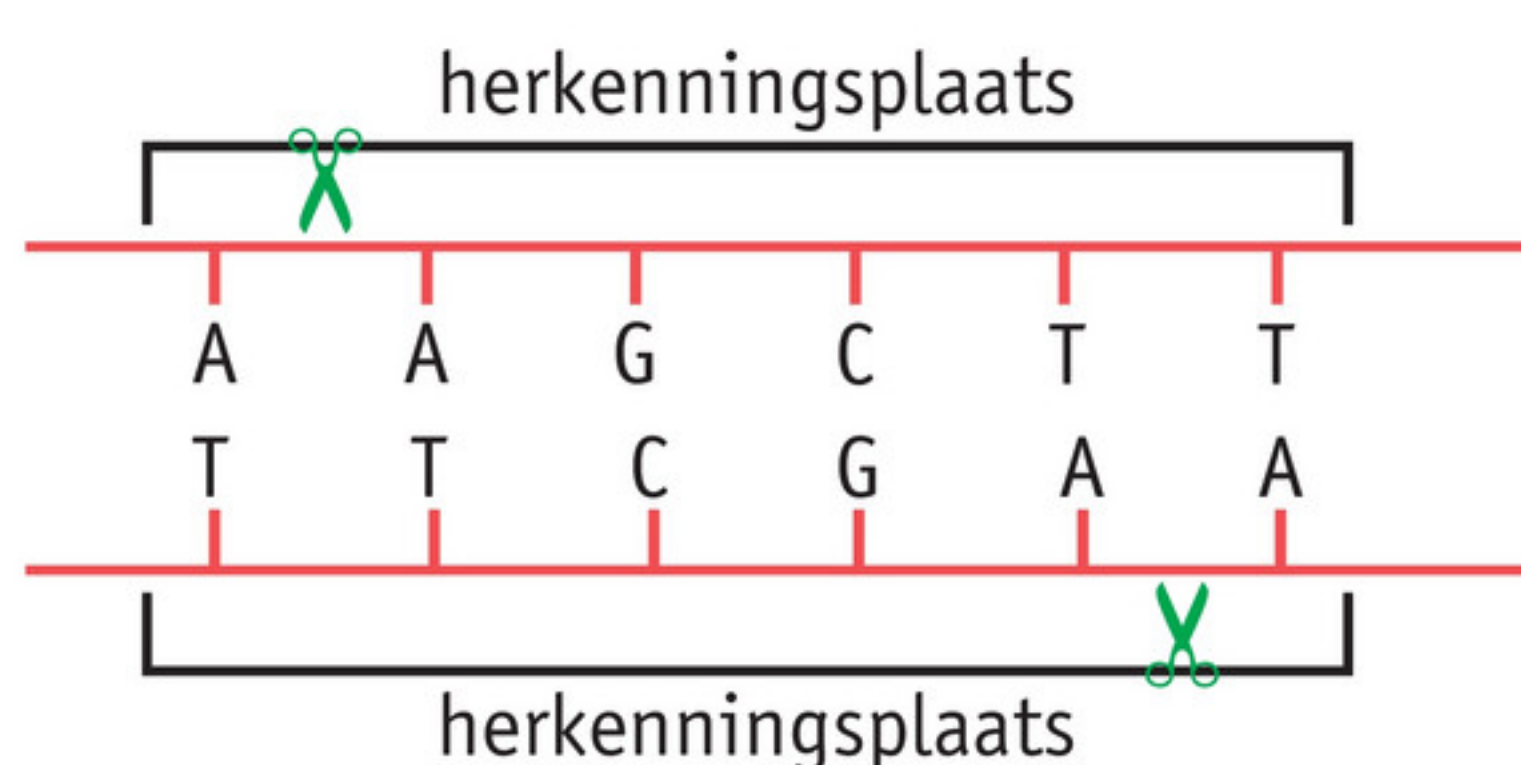
► **Afb. 23** Een chromosoom met een locus voor repetitief DNA en de mogelijke allelen (schematisch).



Voor het bepalen van een DNA-profiel worden beide allelen van minimaal tien onafhankelijk overervende loci met repetitief DNA onderzocht. Om het geïsoleerde DNA te kunnen analyseren, wordt het eerst vermeerderd door PCR. Daarna knipt men de loci met repeats uit het DNA. Dat gebeurt met behulp van **restrictie-enzymen** die afkomstig zijn uit bacteriën.

Restrictie-enzymen herkennen een specifieke nucleotidesequentie van vier tot acht nucleotiden in het DNA en knippen het DNA op die plaats door. In laboratoria worden verschillende restrictie-enzymen gebruikt, die elk een specifieke nucleotidesequentie in het DNA herkennen. Bij veel restrictie-enzymen zijn de herkenningsplaatsen in beide ketens van een DNA-molecuul elkaars spiegelbeeld (zie afbeelding 24).

▼ **Afb. 24** De werking van veel restrictie-enzymen (schematisch).



1 De herkenningsplaatsen in beide ketens van een DNA-molecuul zijn elkaars spiegelbeeld.



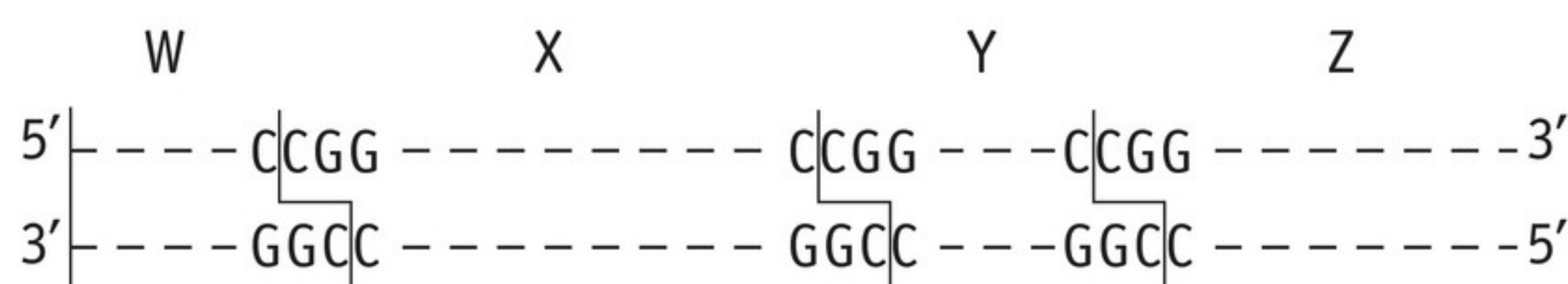
2 De fragmenten hebben aan de uiteinden enkelstrengs DNA-ketens.

De loci hebben, afhankelijk van het aantal repeats, een verschillende lengte. Ze kunnen van elkaar worden gescheiden door gelelektroforese. Dat levert een uniek bandenpatroon op. Door met behulp van hetzelfde specifieke restrictie-enzym van dezelfde loci DNA-profielen te maken van het DNA van andere personen of van DNA dat is gevonden op de plaats van een misdrijf, kunnen DNA-profielen met elkaar worden vergeleken.

opdrachten

- 12** Restrictie-enzymen beschermen een bacterie tegen het binnendringende DNA van bacteriofagen door het in stukken te knippen.
Leg uit waarom het noodzakelijk is dat het DNA van bacteriën een bescherming bezit tegen restrictie-enzymen.
- 13** Op de plaats van een misdrijf is sperma aangetroffen. Een forensisch rechercheur maakt hiermee het DNA-profiel van de dader.
Kan de rechercheur in het spermaspoor twee verschillende allelen van één locus aantreffen? Leg je antwoord uit.
- 14** Een onderzoeker vergelijkt de samenstelling van het DNA van twee verschillende allelen. Hij gebruikt daarvoor een restrictie-enzym dat de bindingen verbreekt tussen de CC-nucleotiden van een CCGG-stuk in een DNA-molecuul.
In afbeelding 25 is schematisch een gedeelte van een DNA-molecuul weergegeven. Dit gedeelte is uniek voor het dominante allel (A). Alleen de relevante stikstofbasen zijn met letters aangegeven, de naastliggende gedeeltes zijn met stippellijnen aangeduid. Hoe langer de stippellijn, hoe groter het fragment is. Het restrictie-enzym verdeelt dit gedeelte van het DNA-molecuul in de vier fragmenten W, X, Y en Z. Het mengsel van deze DNA-fragmenten is afkomstig van persoon P die homozygoot is voor het dominante allel (AA). Gelelektroforese leidt tot het patroon zoals is weergegeven in afbeelding 26. Fragment W, X, Y en Z worden weergegeven door band 1, 2, 3 en 4.

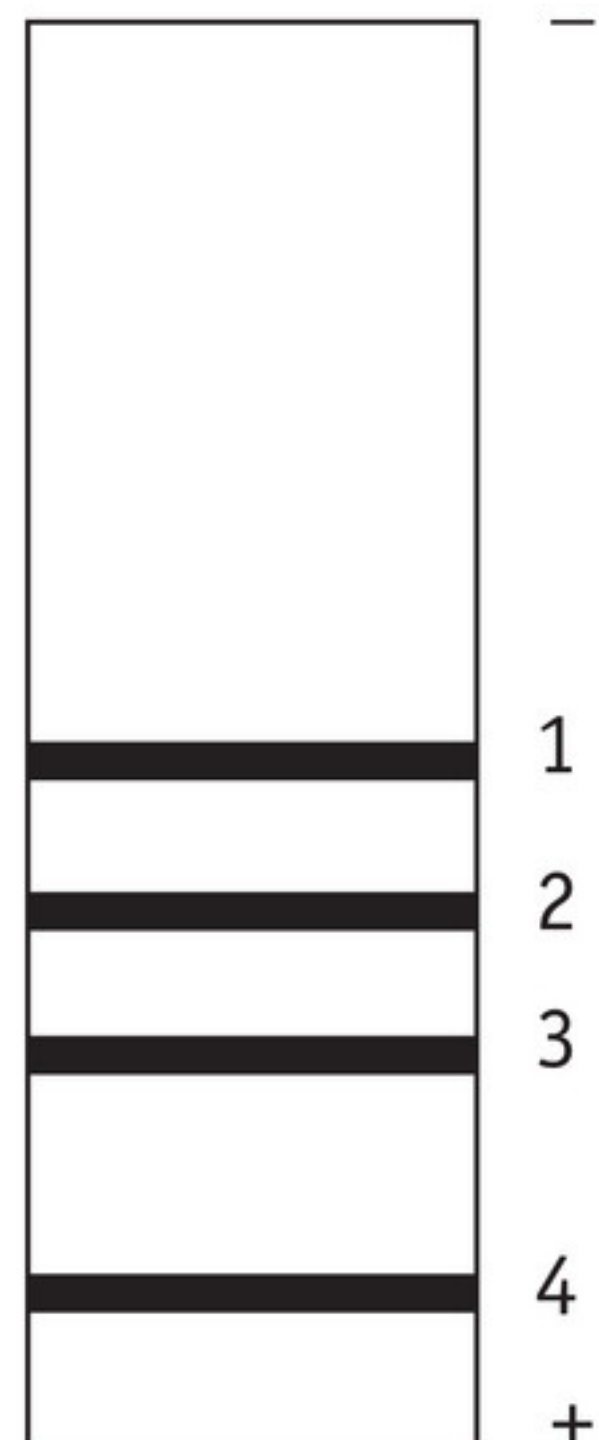
► **Afb. 25** Knipplaatsen in een DNA-molecuul.



Legenda:

└─ = plaats waar het restrictie-enzym de bindingen knipt

► **Afb. 26** Resultaat van gelelektroforese.



- a** Noteer onder elkaar de nummers van de banden (1 tot en met 4). Zet achter elk cijfer de letter (W, X, Y, Z) van het bijbehorende fragment.
- b** In afbeelding 27 is schematisch het recessieve allel a van hetzelfde gen weergegeven. Persoon Q is homozygoot voor het recessieve allel (aa). Neem afbeelding 27 over en teken op welke plaats(en) het restrictie-enzym dit DNA-molecuul in fragmenten verdeelt. Teken dit op dezelfde manier als in afbeelding 25.

- c Geef ook aan hoeveel banden zichtbaar zijn na gelelektroforese van een mengsel van fragmenten van dit DNA op de gel.

► **Afb. 27** Allel a (schematisch).

5' ----- CCGG --- CCGG ----- 3'
3' ----- GGCC --- GGCC ----- 5'

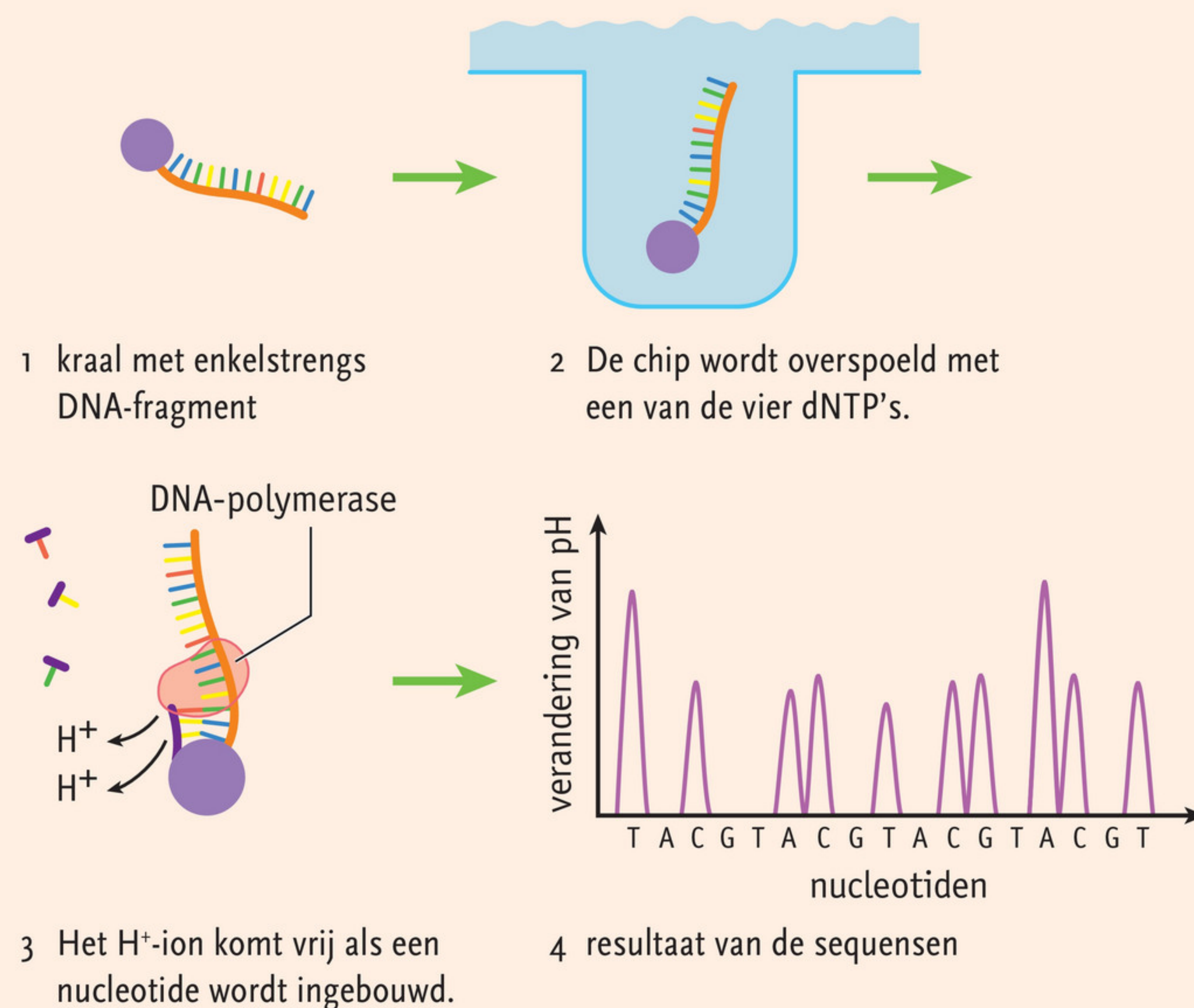
- d Persoon R is heterozygoot (Aa). Nadat het DNA is geknipt, worden de fragmenten gescheiden door gelelektroforese. Hoeveel banden zijn er zichtbaar in de gel? Leg je antwoord uit.

Ion proton sequencing

Microbiologen onderscheiden alle levensvormen in drie domeinen op basis van DNA- of RNA-onderzoek. Een nieuwe techniek die wordt gebruikt om te sequensen, is ion proton sequencing. Bij deze methode wordt enkelstrengs DNA in fragmenten van tweehonderd basenparen geknipt. Een fragment wordt op een kraal geplaatst (zie afbeelding 28) en gekopieerd door PCR totdat de kraal is bedekt met fragmenten. De kralen worden in putjes gelegd op een chip en overspoeld met een van de nucleotiden (dATP, dCTP, dGTP of dTTP) en DNA-polymerase. Elke keer dat er een nucleotide wordt ingebouwd, komt er een H^+ -ion vrij. Dat verandert de pH van de oplossing in het putje en het spanningsverschil wordt gemeten. Elke vijftien seconden wordt het proces herhaald met een ander nucleotide. Als een nucleotide niet complementair is aan een nucleotide in het fragment op de kraal, wordt het niet ingebouwd en komt er geen H^+ -ion vrij.

Wanneer twee dezelfde nucleotiden naast elkaar voorkomen in het DNA-fragment, worden twee dNTP's ingebouwd. Dan komen er twee H^+ -ionen vrij waardoor het spanningsverschil verdubbelt. Dit proces gebeurt tegelijkertijd in miljoenen putjes in de chip.

► **Afb. 28** Sequensen van DNA in een ion proton sequenser.



opdrachten

- 15** Op de x-as van de grafiek in afbeelding 28.4 zijn vier verschillende soorten nucleotiden uitgezet.
- a** Waardoor staan ze in deze volgorde onder de x-as?
 - b** Wat is de nucleotidesequentie die de ion proton sequencer heeft afgelezen? Leg uit hoe je de afbeelding hebt afgelezen.
- 16** Wanneer je besluit om je hele genoom te laten sequensen, levert dit persoonlijke informatie op. Het is verstandig vooraf goed te overwegen of je deze informatie wilt weten.
- a** Welke redenen kunnen mensen hebben om de informatie die het sequensen oplevert, niet te willen weten? Noem er twee en wissel je antwoorden uit met een klasgenoot.
 - b** De vader van Stijn is tandarts, maar kan door een erfelijke spierziekte zijn werk steeds minder goed doen. Uiteindelijk zal hij niet meer kunnen werken en in een rolstoel terechtkomen. Stijn is 17 jaar en heeft 50% kans dat hij de spierziekte in de toekomst ook ontwikkelt. Om dat zeker te weten kan hij DNA-onderzoek laten doen. Maar Stijn is bang dat het zijn leven negatief beïnvloedt als blijkt dat hij de spierziekte ook krijgt en heeft daarom besloten dat hij het nu nog niet wil weten. Zou jij het willen weten? Leg je antwoord uit.

Leerdoel

- Je kunt beschrijven hoe transcriptie plaatsvindt.

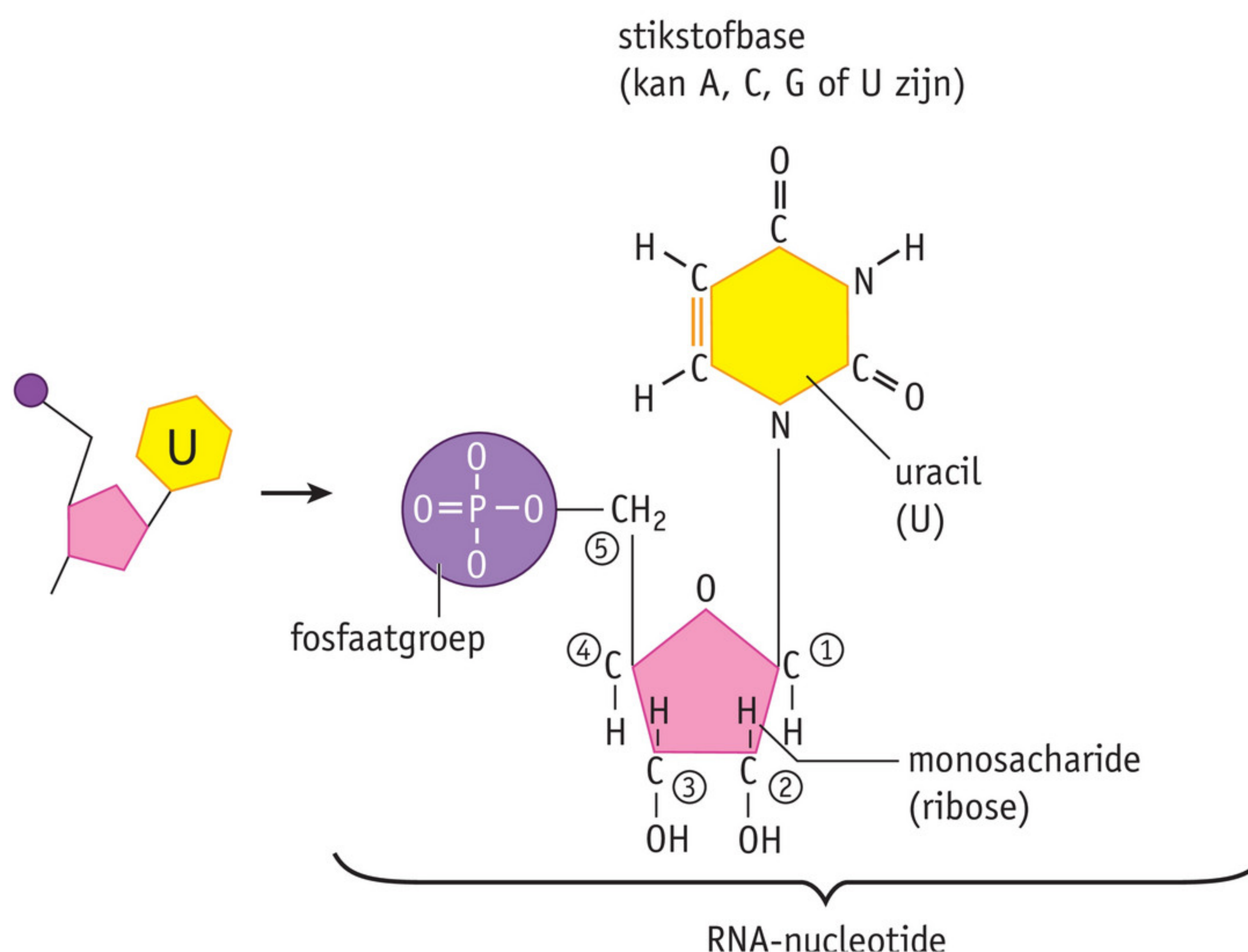
3 Transcriptie

Bij transcriptie wordt een kopie gemaakt van de nucleotidevolgorde van een gen in het DNA. De nucleotidevolgorde van de kopie is een 'recept' waarmee een ribosoom een eiwit kan maken.

DE BOUW VAN RNA

Door DNA-replicatie heeft elke cel in een organisme exact hetzelfde DNA. Met de informatie in de genen van het DNA kunnen ribosomen in de cel eiwitten synthetiseren. Hiervoor wordt de DNA-sequentie van een gen 'overgeschreven' in een RNA-molecuul. **RNA** is een nucleïnezuur en is meestal enkelstrengs. RNA bestaat net als DNA uit nucleotiden, maar het heeft een andere moleculaire structuur. De nucleotiden bevatten **ribose** in plaats van desoxyribose, en **uracil** (U) in plaats van thymine (zie afbeelding 29).

► **Afb. 29** Een RNA-nucleotide.

**DE FUNCTIE VAN RNA**

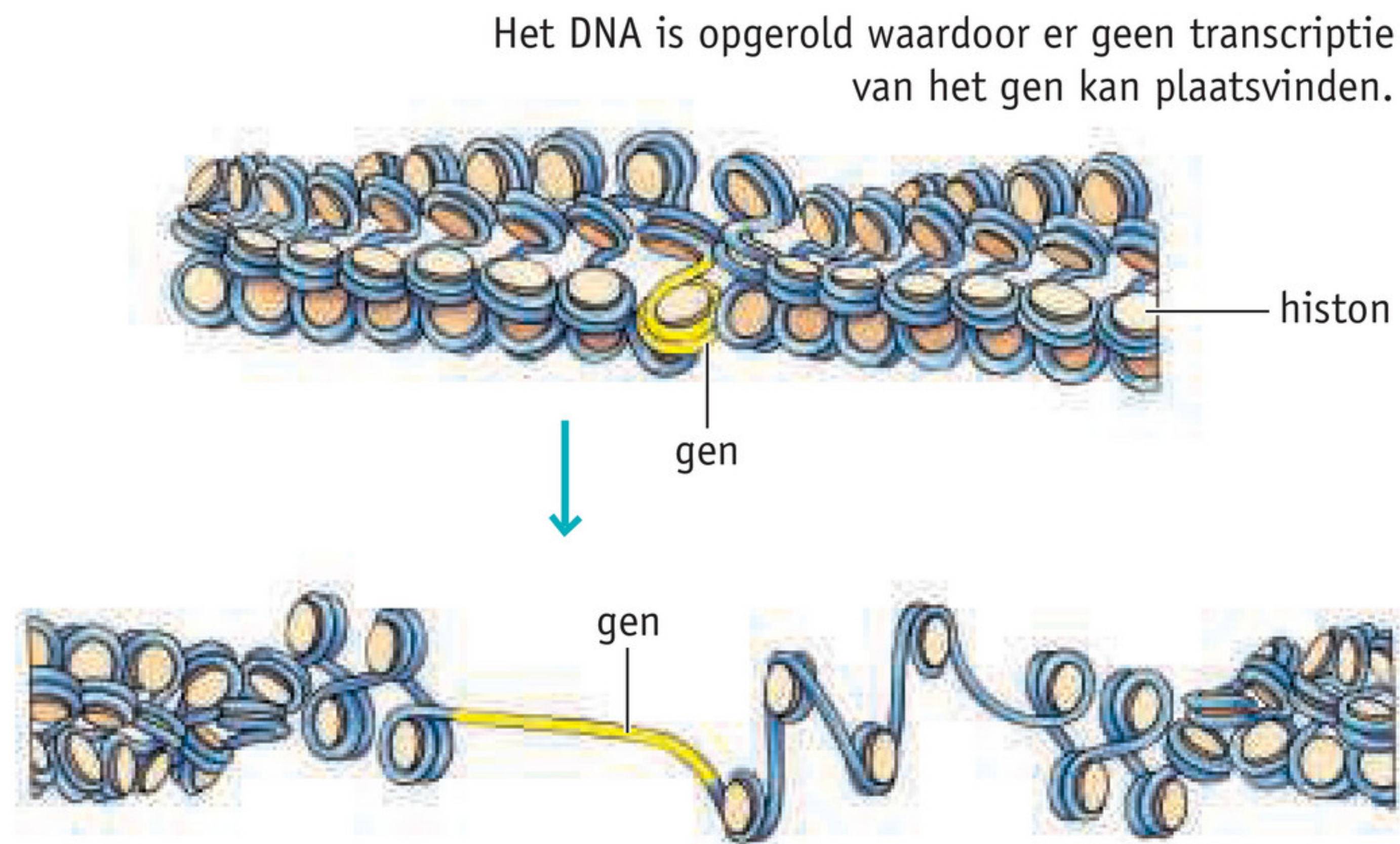
Het RNA dat langs de DNA-sequentie van een gen is gevormd, brengt de informatie voor de synthese van een eiwit over naar een ribosoom en heet daarom **messenger RNA (mRNA)**. Een ribosoom leest de nucleotidevolgorde van het mRNA af en synthetiseert hiermee een eiwit.

Er zijn ook andere typen RNA-moleculen. Deze worden gevormd in de kern met behulp van informatie die vastligt in de DNA-sequentie. Alle typen RNA spelen een rol bij de productie van eiwitten in een cel volgens de informatie in het DNA. Ribosomaal RNA (**rRNA**) is een belangrijk bestanddeel van ribosomen. Transfer-RNA (**tRNA**) bindt aminozuren uit het cytoplasma en vervoert die naar een ribosoom voor de synthese van een eiwit.

VAN PROMOTOR TOT EINDSIGNAAL

De vorming van mRNA heet **transcriptie**. Bij eukaryote organismen moet het compacte DNA eerst worden ontvouwen om transcriptie mogelijk te maken (zie afbeelding 30).

► **Afb. 30** DNA ontvouwt zich om transcriptie mogelijk te maken.



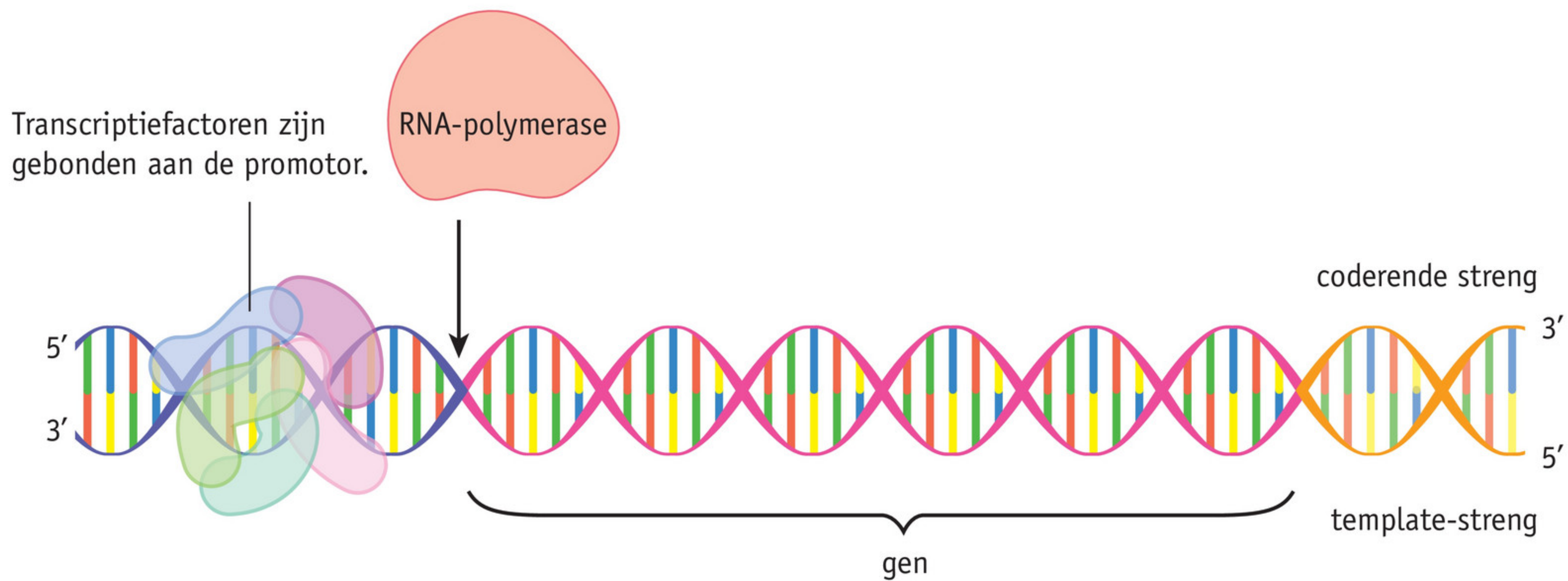
Het DNA heeft zich ontvouwen waardoor transcriptie van het gen kan plaatsvinden.

Transcriptie begint wanneer het enzym **RNA-polymerase** bindt aan een specifieke volgorde van nucleotiden. De plaats in het DNA waaraan RNA-polymerase kan binden, noem je de **promotor**. Meestal bevindt de promotor zich aan het begin van een gen. Bij eukaryoten kan RNA-polymerase alleen aan de promotor binden als er bepaalde eiwitten aan zijn gebonden (zie afbeelding 31.1). Deze eiwitten heten **transcriptiefactoren**.

Als RNA-polymerase zich aan een promotor heeft gebonden, verbreekt het vanaf die plaats de waterstofbruggen tussen de twee DNA-ketens. De ketens scheiden hierdoor en de helixstructuur verdwijnt. De keten met de promotor wordt de **template-streng** of **matrijsstreng** genoemd. De andere keten heet de **coderende streng**. Transcriptie vindt plaats langs de template-streng. Bij een ander gen kan de andere DNA-keten de template-streng zijn.

RNA-polymerase bindt vrije RNA-nucleotiden uit het kernplasma door complementaire basenparing aan de DNA-nucleotiden van de template-streng in de richting van het 3'-uiteinde naar het 5'-uiteinde. De nieuwe RNA-streng wordt hierdoor in de 5'→3'-richting gesynthetiseerd. Als die ongeveer tien nucleotiden lang is, laten de eerste nucleotiden van de RNA-streng los van de template-streng. Intussen schuift RNA-polymerase steeds verder langs het DNA totdat het einde van het gen is bereikt. Doordat het RNA-polymerase hier opnieuw een specifieke volgorde van stikstofbasen in het DNA tegenkomt (het eindsignaal), stopt de transcriptie. RNA-polymerase laat dan los van het DNA en het RNA-molecuul laat los van het RNA-polymerase. Het DNA neemt weer zijn oorspronkelijke vorm aan.

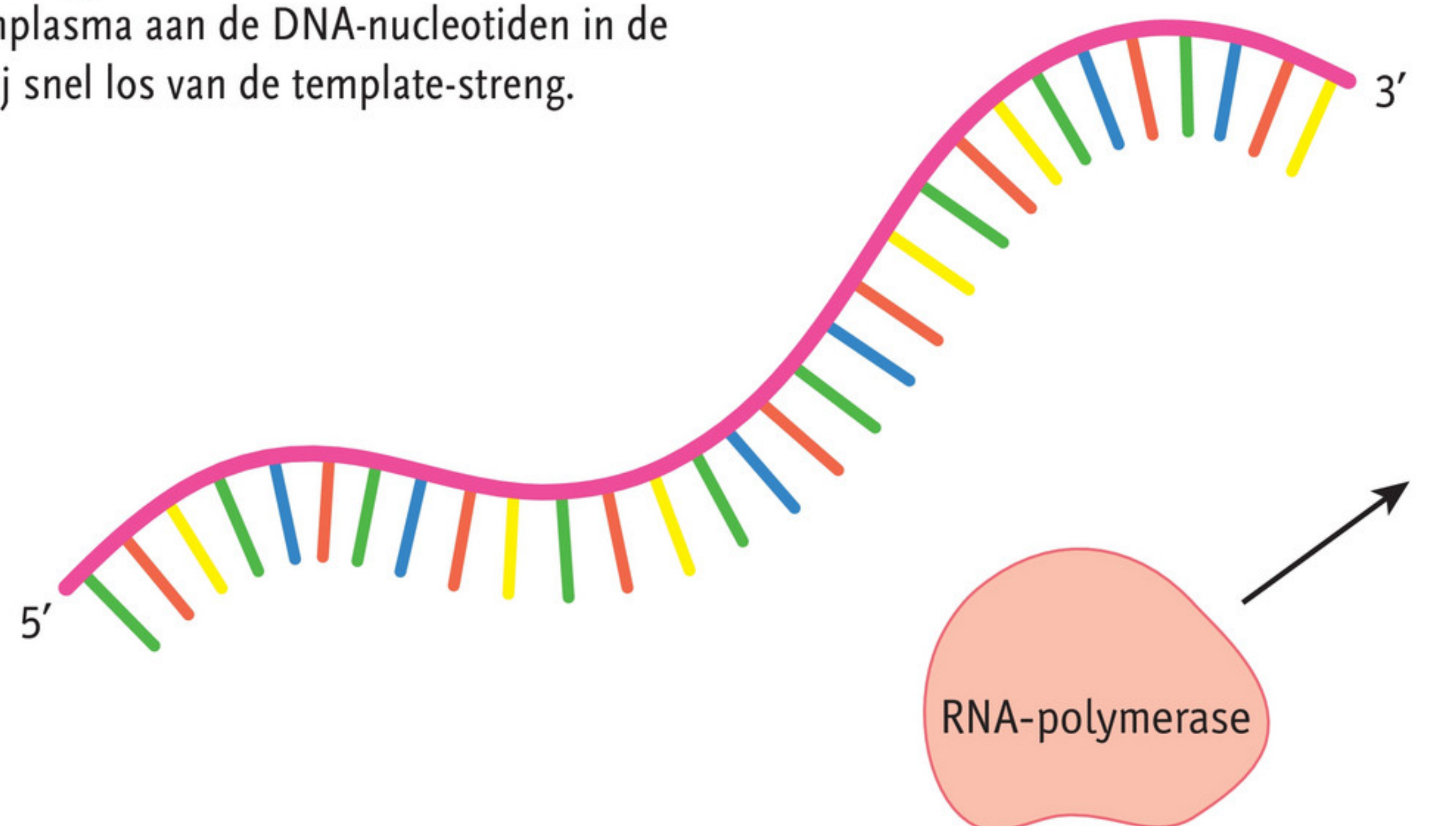
▼ **Afb. 31** Een overzicht van transcriptie (schematisch).



- 1 Transcriptiefactoren binden aan een promotor in een DNA-molecuul. RNA-polymerase bindt vervolgens aan dit complex zodat de transcriptie kan beginnen.



- 2 RNA-polymerase verbreekt de waterstofbruggen tussen de DNA-nucleotiden en bindt vrije RNA-nucleotiden uit het kernplasma aan de DNA-nucleotiden in de template-streng. De RNA-streng laat vrij snel los van de template-streng.

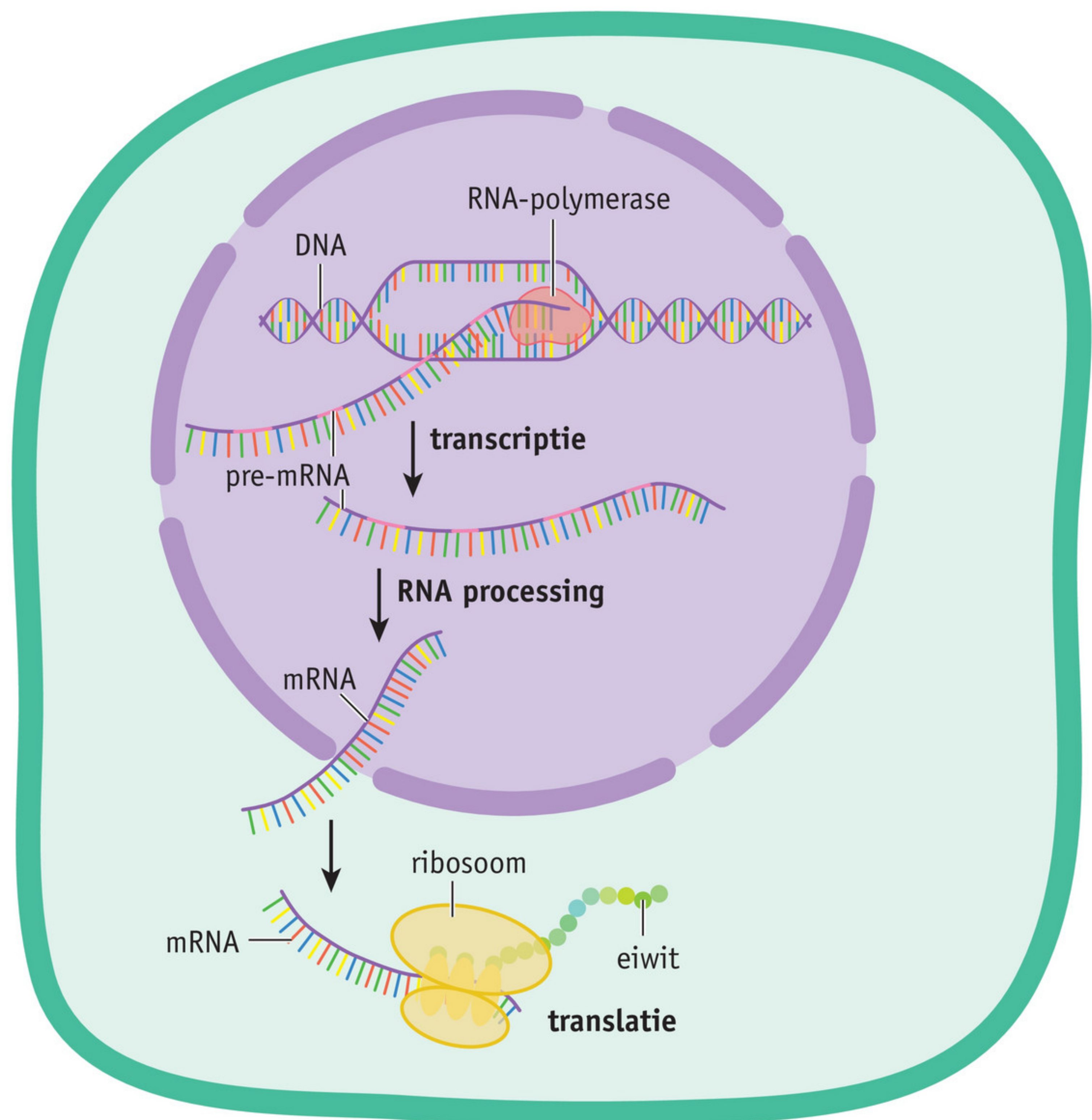


- 3 Wanneer RNA-polymerase het eindsignaal heeft bereikt, stopt de transcriptie. RNA-polymerase en de RNA-streng laten los van het DNA. De waterstofbruggen in het DNA herstellen zich weer.

MRNA EN PRE-MRNA

Er zijn verschillen in de transcriptie en de vorming van mRNA bij prokaryoten en eukaryoten. Bij eukaryoten bevinden de chromosomen zich in de celkern. Transcriptie vindt dus in de celkern plaats. Het RNA-molecuul dat daarbij wordt gesynthetiseerd, noem je **pre-mRNA**, omdat het nog wordt bewerkt voordat het de celkern kan verlaten. Het bewerken van het pre-mRNA heet ook wel **RNA-processing**. Hierdoor ontstaat een mRNA-molecuul dat via een kernporie de celkern verlaat, zodat zijn nucleotidevolgorde door een ribosoom kan worden afgelezen (zie afbeelding 32).

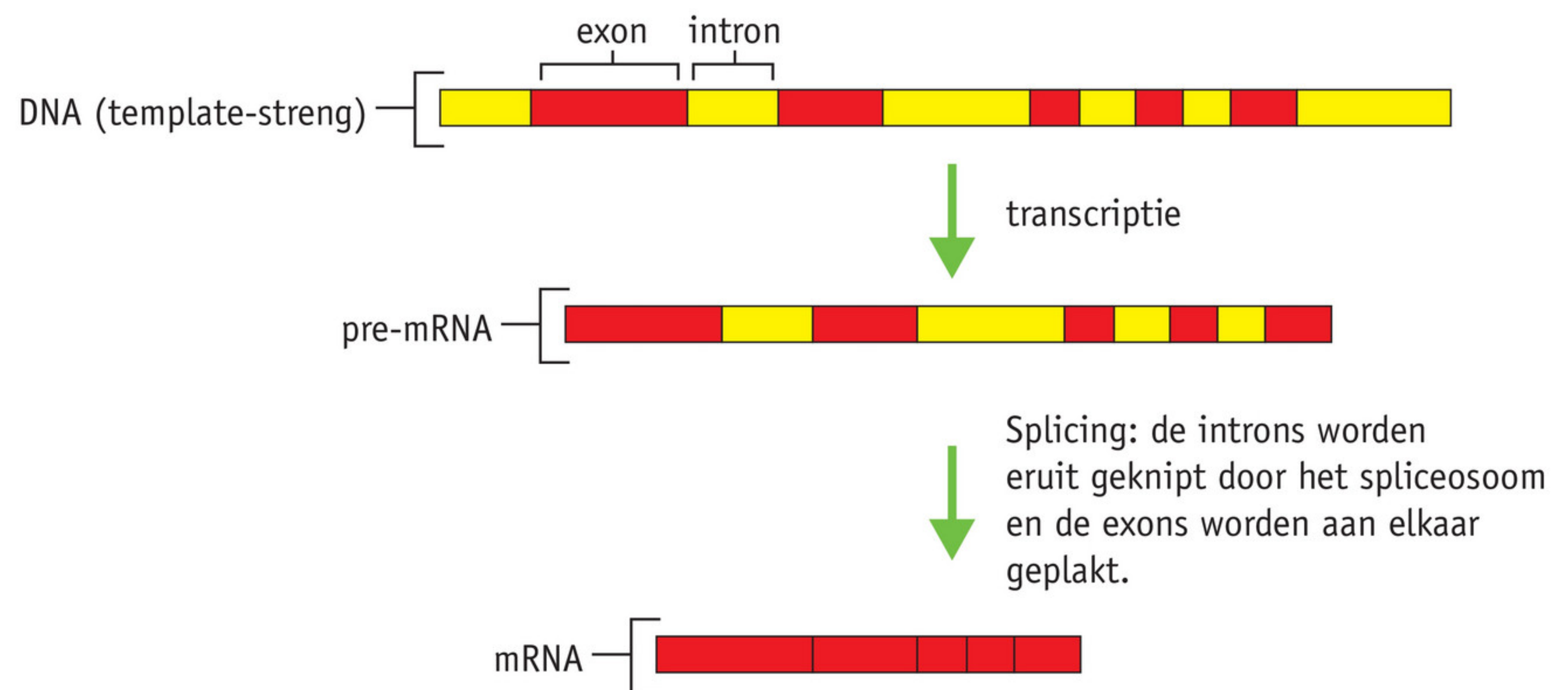
► **Afb. 32** In een celkern van een eukaryoot wordt door transcriptie pre-mRNA gesynthetiseerd. Na RNA-processing ontstaat mRNA dat de celkern verlaat en in het cytoplasma wordt afgelezen door een ribosoom.



Pre-mRNA is langer dan mRNA (zie afbeelding 33). Bij veel eukaryoten bestaan de meeste genen namelijk uit lange, niet-coderende stukken DNA, die worden afgewisseld door korte, coderende stukken DNA. Niet-coderende stukken DNA in een gen worden **introns** genoemd. De coderende stukken DNA in een gen heten **exons**. Alleen exons bezitten informatie voor de synthese van eiwitten.

Bij prokaryoten ontbreekt de celkern, waardoor het DNA los in het cytoplasma ligt. Hier vindt de transcriptie plaats. De genen van prokaryoten hebben geen introns en exons. Ribosomen in het cytoplasma kunnen de nucleotidesequentie van het mRNA daardoor direct vertalen in een eiwit. Soms vinden er na de transcriptie nog kleine bewerkingen plaats, maar in veel mindere mate dan bij eukaryoten.

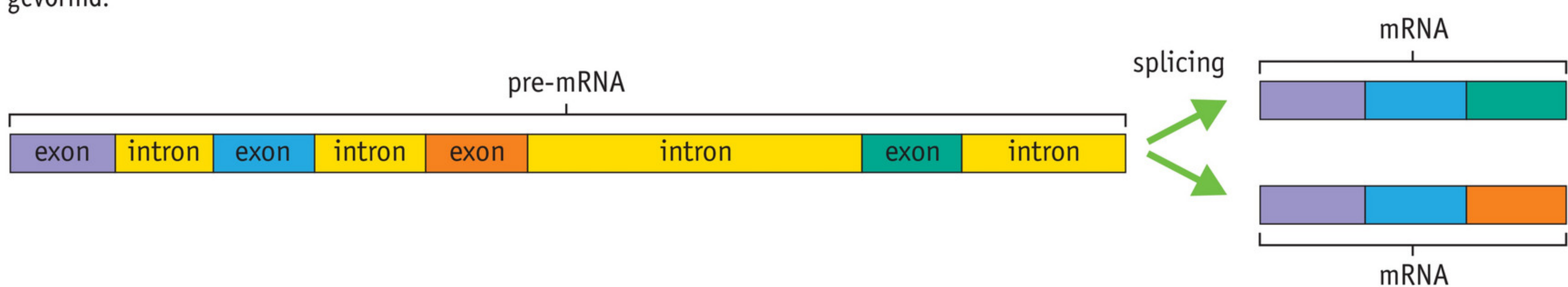
► **Afb. 33** Transcriptie en splicing (schematisch).



SPLICING

Bij transcriptie wordt het hele gen van DNA overgeschreven (zie afbeelding 33). Hierdoor ontstaat een pre-mRNA-molecuul dat zowel introns als exons bevat. Een **spliceosoom** knipt de introns uit het pre-mRNA en plakt de exons vervolgens aan elkaar. Dit proces heet **splicing**. Door splicing wordt van een pre-mRNA-molecuul het uiteindelijke mRNA gemaakt. Dit mRNA gaat vanuit het kernplasma, via een kernporie, naar het cytoplasma. Hier vertaalt een ribosoom de nucleotidesequentie van het mRNA in een eiwit. De introns die uit het pre-mRNA zijn geknipt, worden afgebroken. Een deel daarvan wordt gebruikt om speciale typen RNA te vormen. Doordat er verschillende mogelijkheden zijn voor splicing van een pre-mRNA-molecuul (alternatieve splicing), kunnen er verschillende mRNA-moleculen worden gevormd uit één pre-mRNA-molecuul. Hierdoor kan één gen coderen voor verschillende eiwitten. Spliceosomen kunnen bijvoorbeeld op verschillende plaatsen knippen in het pre-mRNA. En door de overgebleven exons op verschillende manieren samen te voegen, kunnen er ook verschillende mRNA's worden gevormd die voor meerdere eiwitten coderen (zie afbeelding 34).

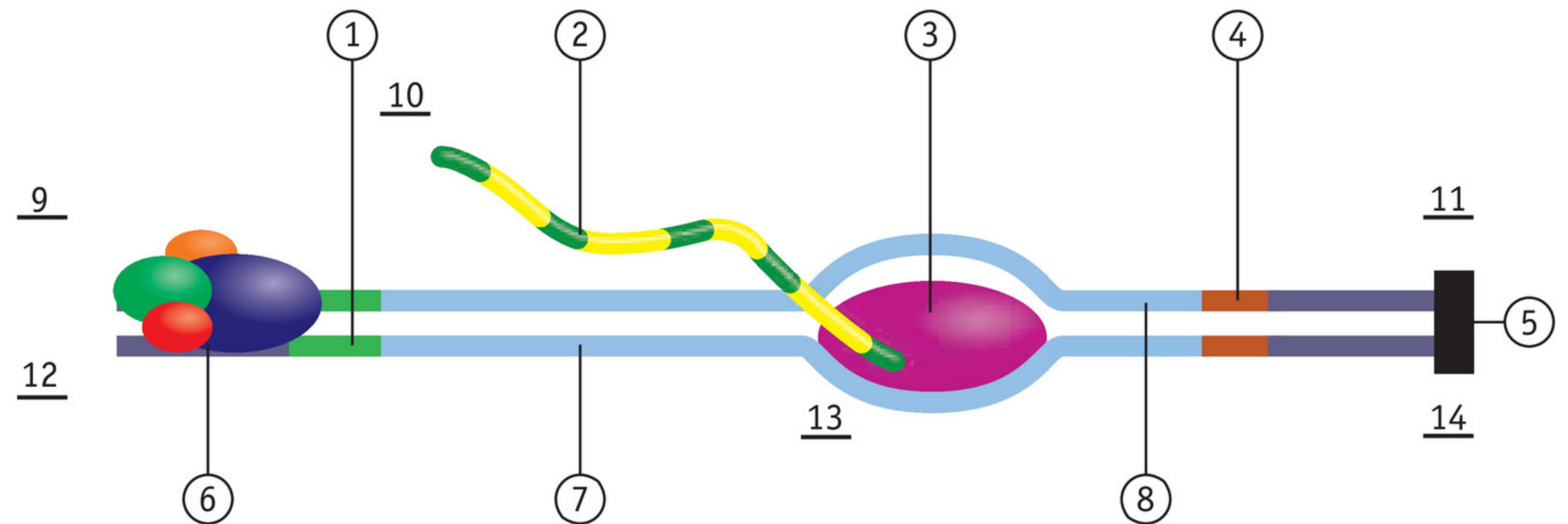
▼ **Afb. 34** Uit één pre-mRNA-molecuul kunnen verschillende mRNA's worden gevormd.



opdrachten

- 17 Afbeelding 35 is een schematische weergave van transcriptie in een eukaryote cel.
- Noteer de namen van onderdeel 1 tot en met 8.
 - Noteer van nummer 9 tot en met 14 of het een '3'-uiteinde' of een '5'-uiteinde' is.

► **Afb. 35** Transcriptie in een eukaryote cel.



- 18 a Hoe verschillen DNA en RNA van elkaar? Noteer drie verschillen.
- b Van dubbelstrengs DNA heeft een deel van een template-streng de nucleotidesequentie CGGATACGGTTA. Wat is de sequentie van nucleotiden in het RNA-molecuul dat hierlangs wordt gesynthetiseerd?
- c Vertoont een RNA-molecuul als je kijkt naar de basenvolgorde, de meeste gelijkenis met de template-streng waarlangs het is gevormd of met de coderende streng? Leg je antwoord uit.
- d Welke voordelen heeft het dat de informatie van het DNA niet direct wordt afgelezen door ribosomen maar eerst wordt omgezet in RNA-moleculen die worden afgelezen door ribosomen? Noem twee voordelen.

- 19 Een student doet onderzoek naar de nucleotidesamenstelling van een bepaald stuk dubbelstrengs DNA. Hij gebruikt hiervoor het mRNA dat is gevormd door transcriptie van dit bepaalde stuk DNA. Van de nucleotiden in dit mRNA bevat 45% de stikstofbase adenine, 15% bevat cytosine, 25% bevat guanine en 15% bevat uracil. Op grond van deze gegevens kan de nucleotidesamenstelling van het corresponderende DNA worden afgeleid. Wat is de procentuele verdeling van de verschillende stikstofbasen in de nucleotiden van het stuk DNA? Leg met een berekening uit hoe je aan je antwoord bent gekomen.

▼ **Afb. 36** Transcriptie van twee afzonderlijke genen.



- 20 Afbeelding 36 is een elektronenmicroscopische foto waarop je de transcriptie van twee afzonderlijke genen ziet. De transcriptie vindt door veel RNA-polymerasen tegelijk plaats.
- In welke richting bewegen de RNA-polymerasen langs de DNA-streng: van links naar rechts of van rechts naar links? Leg je antwoord uit.
 - Waarom kan het mRNA dat in eukaryote cellen wordt gesynthetiseerd, niet meteen worden afgelezen door ribosomen?
 - Volgens wetenschappers bevat het DNA van de mens ongeveer twintigduizend genen die voor een eiwit coderen. Mensen produceren in hun lichaam ongeveer tachtigduizend eiwitten. Leg uit hoe het mogelijk is dat één gen in het DNA door splicing van pre-mRNA voor meerdere eiwitten kan coderen.

Fruitvliegen als genetisch model

Fruitvliegen (*Drosophila melanogaster*) zijn een van de weinige diersoorten waarbij de chromosomen met een eenvoudige lichtmicroscop zichtbaar zijn. In cellen van speekselklieren van de larven van fruitvliegen komen reuzenchromosomen voor. Tijdens de groei vinden vele DNA-replicaties plaats zonder dat de cellen of kernen in de speekselklieren zich delen. De chromosomen bestaan daardoor uit duizenden chromatiden (zie afbeelding 37). De cellen nemen hierdoor wel in omvang toe maar niet in aantal. Onder een gewone lichtmicroscop vertoont een reuzenchromosoom een bandenpatroon dat wordt veroorzaakt doordat sommige delen van het chromosoom minder compact zijn opgevouwen dan andere. Op plaatsen waar transcriptie plaatsvindt, zijn verdikkingen (puffs) zichtbaar.

► **Afb. 37** Een reuzenchromosoom van een fruitvlieg met zichtbare verdikkingen (puffs).



opdracht

- 21 a** Wat gebeurt er in afbeelding 37 met de chromatiden in de puff?
- b** Waar vind je de genen die tot expressie kunnen komen in een reuzenchromosoom van een fruitvlieg: in de donkere banden of in de lichte banden? Leg je antwoord uit.
- c** Fruitvliegen hebben een bijzonder gen in hun chromosomen: het gen Dscam. Dit gen heeft 95 exons waarmee door middel van splicing 38 016 verschillende eiwitten kunnen worden gemaakt. Het Dscam-gen is echter een uitzondering. Meestal kan een organisme met één gen maar een paar verschillende eiwitten maken.
Waarom bestuderen wetenschappers het Dscam-gen bij fruitvliegen?
- d** Wat is het voordeel van splicing voor complexe organismen?

Leerdoelen

- Je kunt beschrijven hoe translatie plaatsvindt.
- Je kunt beschrijven hoe eiwitsynthese plaatsvindt.

4 Translatie en eiwitsynthese

Je lichaam kan eiwitten gebruiken als brandstof, maar hun functie als bouwstof is veel belangrijker. Eiwitten kunnen bijvoorbeeld functioneren als hormoon, enzym, transporteiwit of beschermend eiwit. Door eiwitsynthese zorgen je cellen ervoor dat je voldoende van deze eiwitten hebt.

GENETISCHE CODE

De eiwitten in je lichaam kunnen worden opgebouwd uit twintig verschillende aminozuren. Het aantal en de volgorde van de aminozuren verschillen van eiwit tot eiwit, waardoor ook de eigenschappen van de eiwitten verschillen. De nucleotidevolgorde in het mRNA codeert voor de volgorde van de aminozuren in eiwitten. mRNA bevat vier verschillende nucleotiden. Om één aminozuur te coderen, zijn drie opeenvolgende nucleotiden nodig. Dit noem je een **codon** of **triplet**. In afbeelding 38 is in een tabel de genetische code weergegeven. De **genetische code** is de vertaling van de nucleotidevolgorde naar aminozuren. In de tabel is af te lezen welke **tripletcode** correspondeert met welk aminozuur. Voorbeeld: de tripletcode UUU codeert voor het aminozuur fenylalanine (Phe). De synthese van een aminozuurketen start altijd met de tripletcode AUG. Dit noem je het **startcodon**. In de tabel is af te lezen dat dit codon codeert voor het aminozuur methionine (Met). Elke aminozuurketen begint dan ook met methionine. Bij de meeste eiwitten wordt dit aminozuur later weer van de keten afgesplitst. Drie tripletcodes coderen niet voor een aminozuur. Dit zijn de **stopcodons**. Doordat geen aminozuur kan worden ingebouwd, stopt de eiwitsynthese.

► Afb. 38 De genetische code.

2e base in codon						
	U	C	A	G		
1e base in codon	U	Phe	Ser	Tyr	Cys	U
		Phe	Ser	Tyr	Cys	C
		Leu	Ser	STOP	STOP	A
		Leu	Ser	STOP	Trp	G
	C	Leu	Pro	His	Arg	U
		Leu	Pro	His	Arg	C
		Leu	Pro	Gln	Arg	A
		Leu	Pro	Gln	Arg	G
	A	Ile	Thr	Asn	Ser	U
		Ile	Thr	Asn	Ser	C
		Ile	Thr	Lys	Arg	A
		Met	Thr	Lys	Arg	G
	G	Val	Ala	Asp	Gly	U
		Val	Ala	Asp	Gly	C
		Val	Ala	Glu	Gly	A
		Val	Ala	Glu	Gly	G

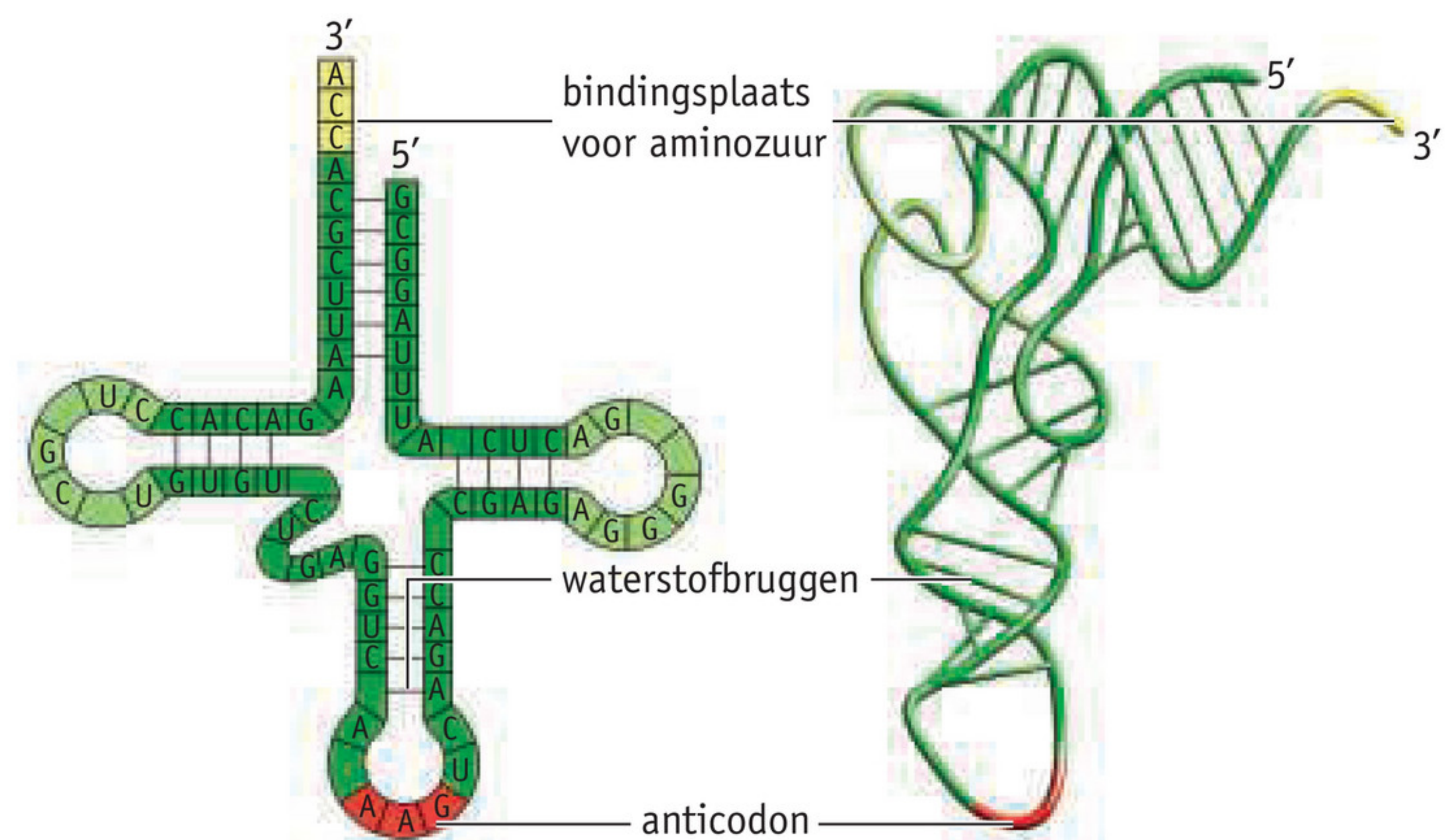
In je **Binas** (tabel 67H) vind je de namen en structuurformules van de aminozuren.

TRANSLATIE

Een cel heeft in het cytoplasma altijd een voorraad van de twintig verschillende aminozuren voor de eiwitsynthese. Door aminozuren op te nemen uit de omgeving of door aminozuren zelf te maken, wordt deze voorraad op peil gehouden. De aminozuren worden door een ribosoom aan elkaar gekoppeld tot eiwitten in een volgorde die wordt bepaald door een mRNA-molecuul. Dit noem je **translatie**. tRNA-moleculen binden aminozuren uit het cytoplasma en vervoeren ze naar een ribosoom. tRNA-moleculen worden direct gevormd langs een sequentie in het niet-coderend DNA.

Een tRNA-molecuul is een enkelstrengs RNA-molecuul met een enigszins 'opgevouwen' ruimtelijke vorm. Dat komt doordat bepaalde delen zich door complementaire basenparing met waterstofbruggen aan andere delen van hetzelfde molecuul binden (zie afbeelding 39). Alle tRNA-moleculen hebben aan één uiteinde dezelfde drie ongepaarde nucleotiden: CCA. Hieraan kan een enzym een aminozuur binden. Elk aminozuur wordt door een specifiek enzym aan een specifiek tRNA-molecuul gebonden. Zo ontstaan er verschillende tRNA-aminozuurcomplexen.

► **Afb. 39** Een tRNA-molecuul (schematisch).



1 tweedimensionale weergave

2 driedimensionale weergave

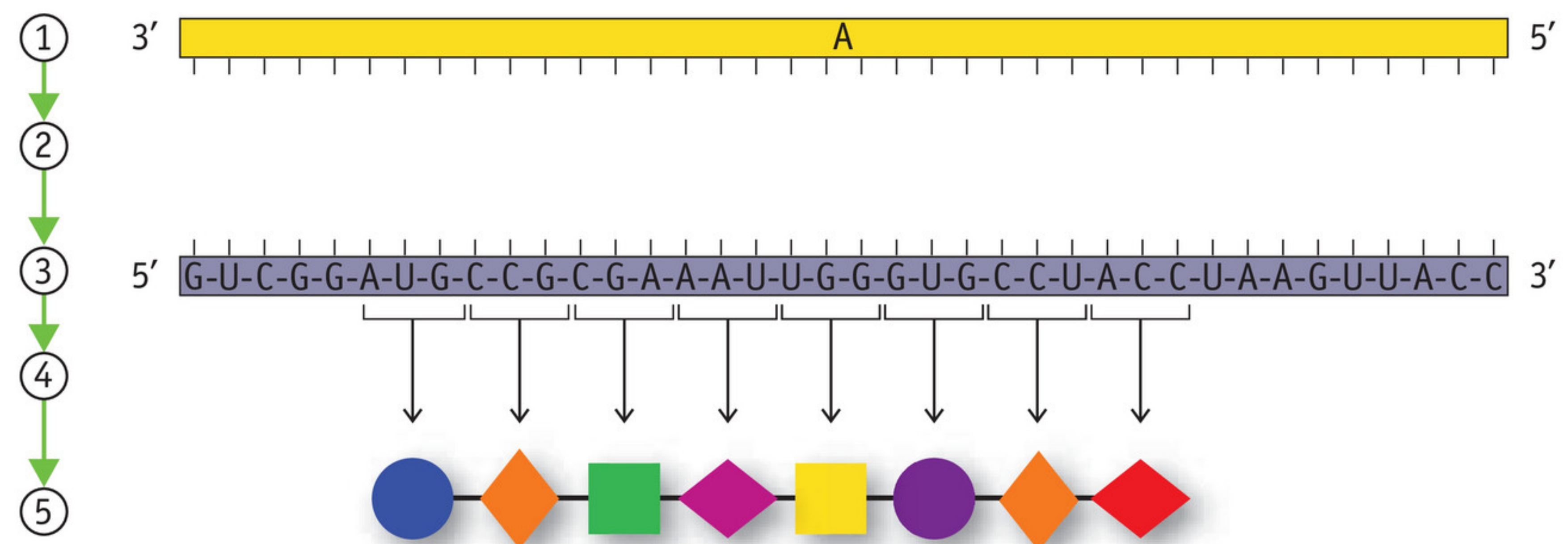
Op een van de lussen die naar buiten uitsteken, bevinden zich drie nucleotiden die een **anticodon** vormen. De stikstofbasen in dit anticodon kunnen zich door basenparing binden aan de stikstofbasen in een complementair codon van een mRNA-molecuul. Het codon UUU in mRNA dat codeert voor het aminozuur fenylalanine (Phe), heeft AAA als anticodon. Aan het tRNA-aminozuurcomplex met het anticodon AAA is dus het aminozuur fenylalanine gekoppeld.

opdrachten

- 22 a** Welke drie stopcodons kunnen in een mRNA-molecuul voorkomen? Gebruik bij deze opdracht je **Binas** (tabel 71G).
- b** Zijn codons van twee nucleotiden geschikt als code voor de synthese van eiwitten? Leg je antwoord uit.
- c** Het deel van een mRNA-molecuul dat codeert voor de eerste zes aminozuren van een bepaald eiwit, is: UAU AAG UGU UAA UCG GUA. Wordt dit mRNA-molecuul van links naar rechts of van rechts naar links afgelezen? Leg je antwoord uit.

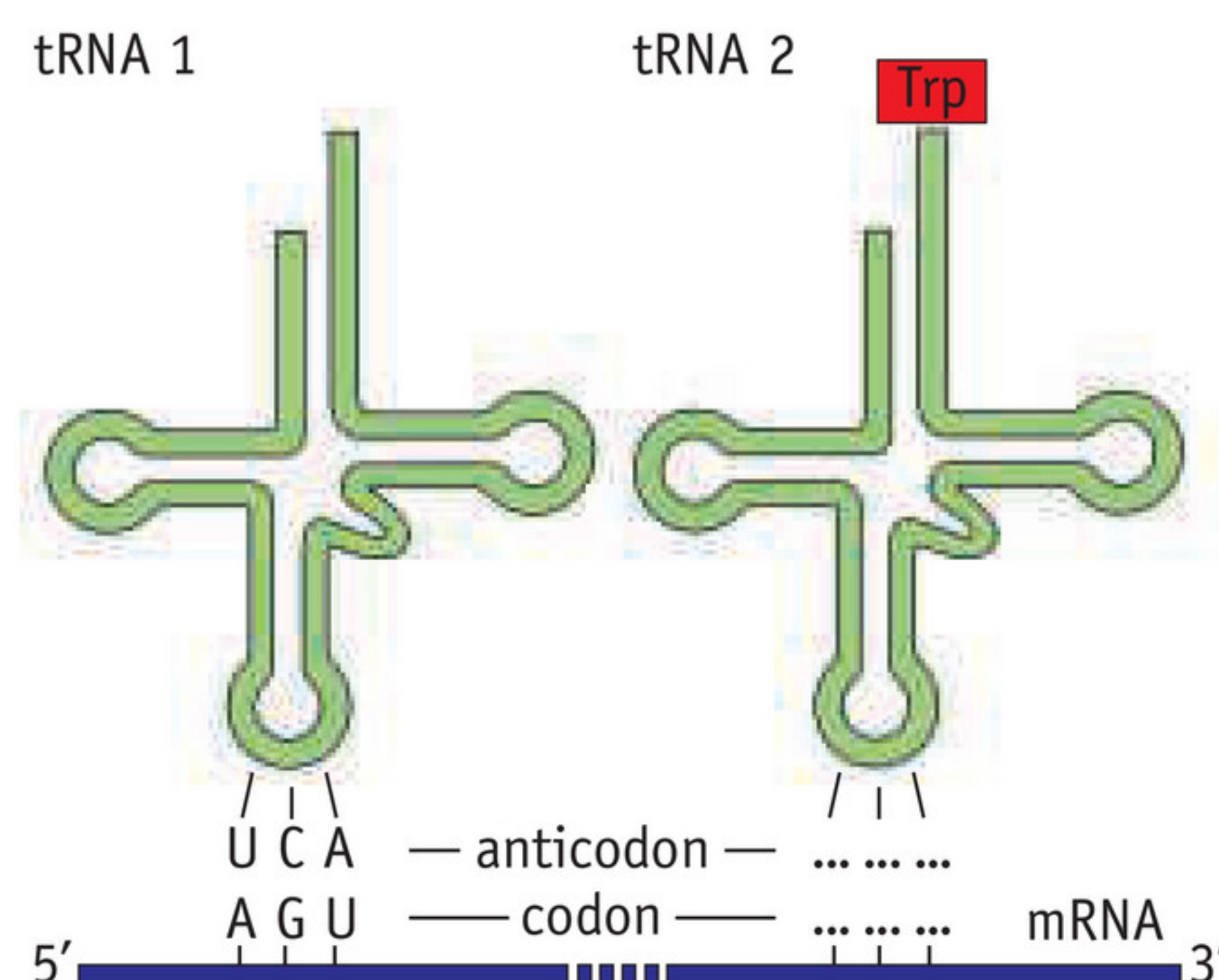
- 23 In afbeelding 40 worden de verschillende stappen van de eiwitsynthese schematisch weergegeven.
- Noteer achter nummer 1 tot en met 5 de juiste woorden. Kies uit: *DNA* (*template-streng*) – *eiwit* – *mRNA* – *transcriptie* – *translatie*.
 - Noteer in de juiste volgorde welke stikstofbasen in streng A voorkomen.
 - Neem de reeks stikstofbasen van streng B over.
Geef aan waar zich het startcodon bevindt en waar het stopcodon.
 - Welke aminozuren worden achtereenvolgens aan elkaar gekoppeld? Gebruik hierbij de tabel in afbeelding 38.

► **Afb. 40** Eiwitsynthese (schematisch).



- 24 Elk aminozuur wordt door een specifiek enzym aan een specifiek tRNA-molecuul gebonden.
- Hoeveel verschillende enzymen zijn er dan nodig? Leg je antwoord uit.
 - Waarom worden tRNA-moleculen ook wel 'de vertalers' genoemd?
 - Bekijk afbeelding 41.
Welk aminozuur wordt er door een enzym gebonden aan de bindingsplaats van tRNA 1 in de afbeelding? Gebruik hierbij de tabel in afbeelding 38.
 - Aan de bindingsplaats van tRNA 2 in afbeelding 41 is tryptofaan (Trp) gebonden.
Noteer de stikstofbasen in het codon van mRNA en in het anticodon van het tRNA.

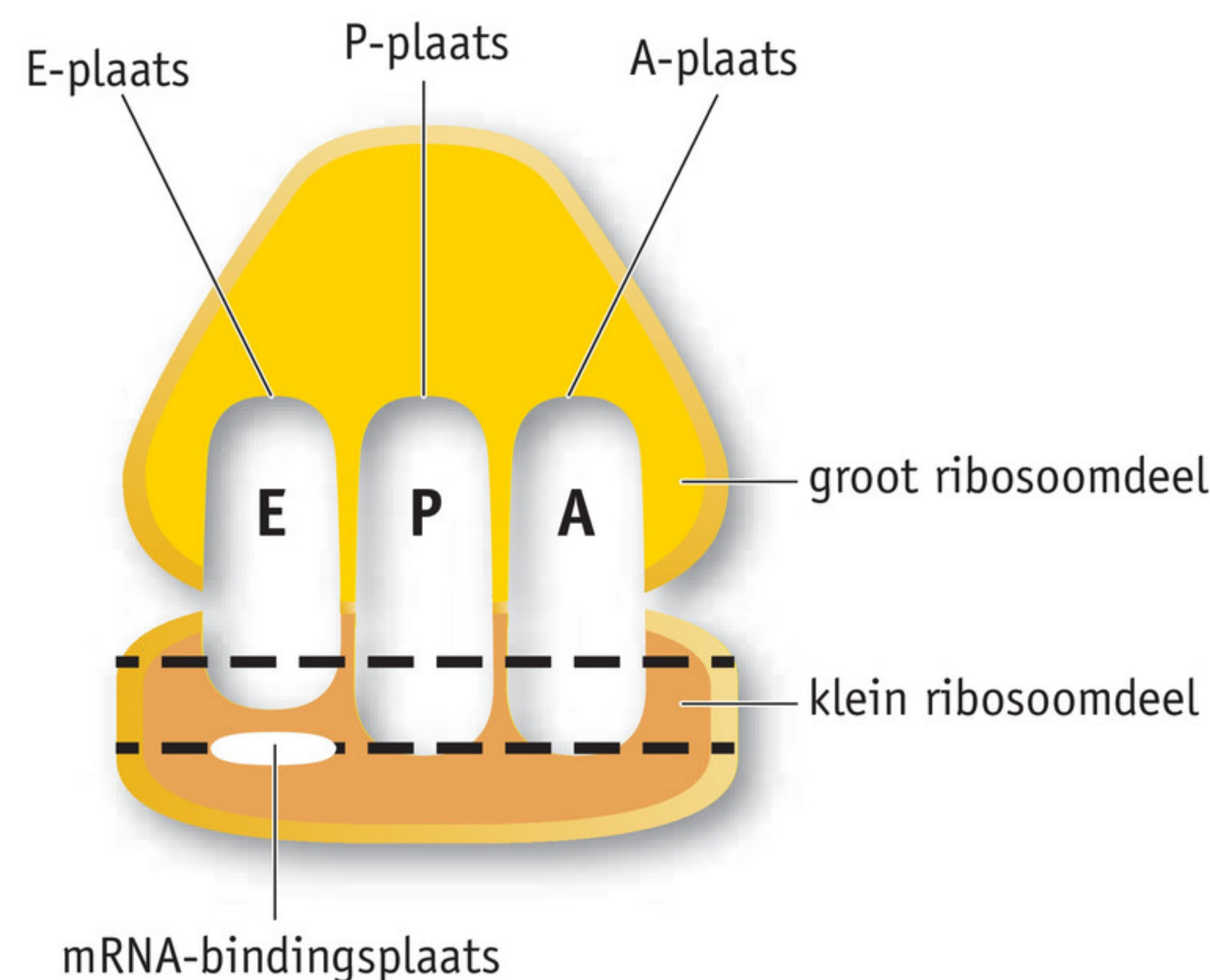
► **Afb. 41** Twee tRNA-moleculen.



RIBOSOMEN

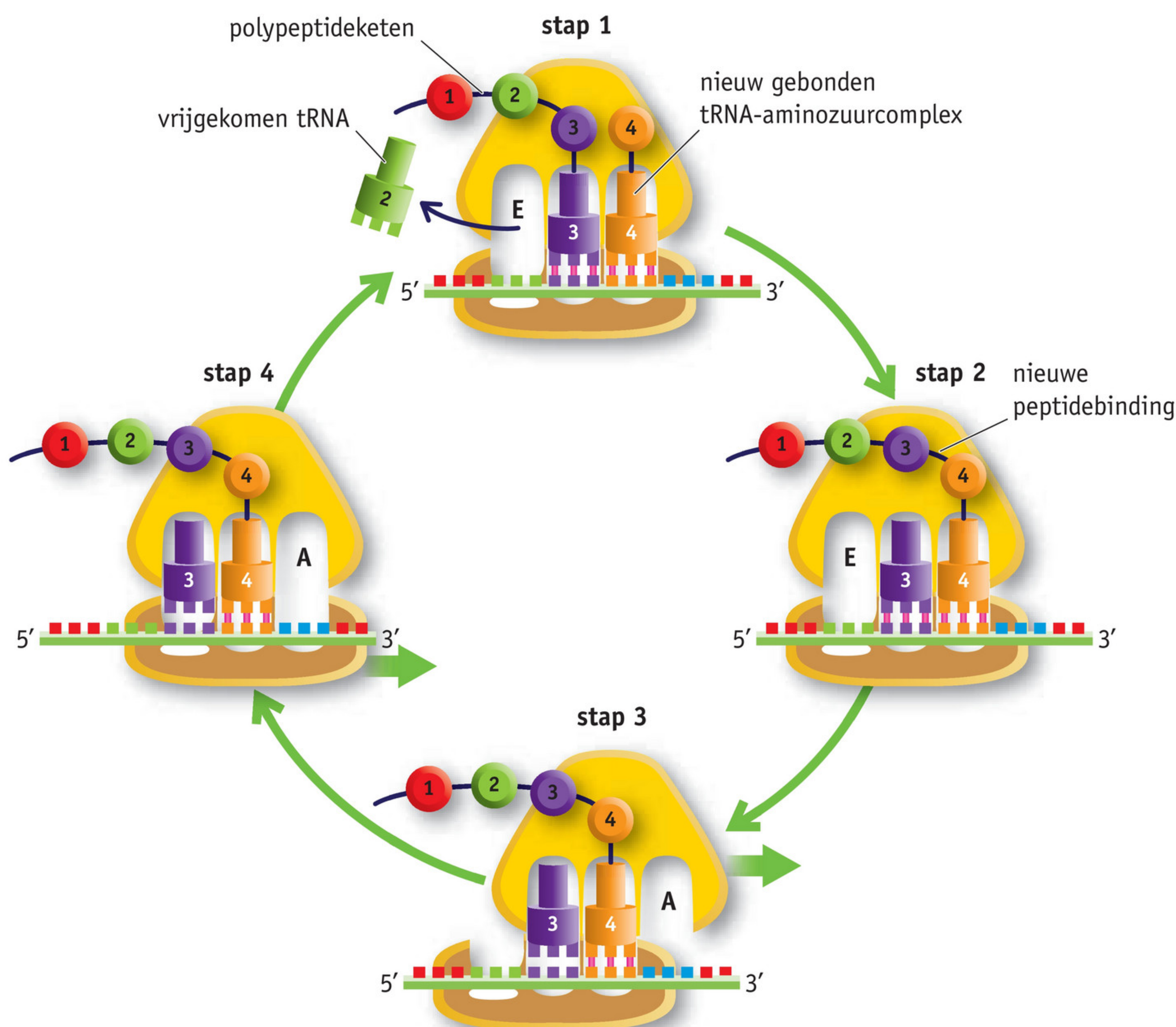
Ribosomen bestaan uit een klein deel en een groot deel. Beide delen zijn opgebouwd uit rRNA-moleculen en eiwitten (zie afbeelding 42). Ribosomen koppelen aminozuren aan elkaar tot eiwitten (polypeptideketens). Het kleine ribosoomdeel heeft daarvoor een mRNA-bindingsplaats en het grote ribosoomdeel heeft drie tRNA-bindingsplaatsen (E, P en A).

- **Afb. 42** Een ribosoom met de bindingsplaatsen voor mRNA en tRNA (schematisch).



Bij het begin van de translatie bindt een klein ribosoomdeel aan het 5'-uiteinde van een mRNA-molecuul. Het schuift door tot het kan binden aan het startcodon. Daarna bindt het anticodon van een tRNA-methioninecomplex aan het startcodon. Vervolgens bindt een groot ribosoomdeel en kan de translatie beginnen. Het ribosoom schuift langs het mRNA-molecuul, codon na codon, en elk codon passeert achtereenvolgens bindingsplaatsen A, P en E in het ribosoom (zie afbeelding 43).

- ▼ **Afb. 43** Translatie (schematisch).



Stap 1: Een tRNA-aminozuurcomplex met een anticodon dat complementair is aan het codon op de A-plaats in mRNA, wordt gebonden door waterstofbruggen. Een tRNA-molecuul dat zijn aminozuur heeft afgeleverd, verlaat tegelijkertijd de E-plaats.

Stap 2: Op de P-plaats komt het aminozuur van het tRNA-aminozuurcomplex vrij. Het aminozuur gaat een peptidebinding aan met het aminozuur op de A-plaats, waardoor de aminozuurketen groeit.

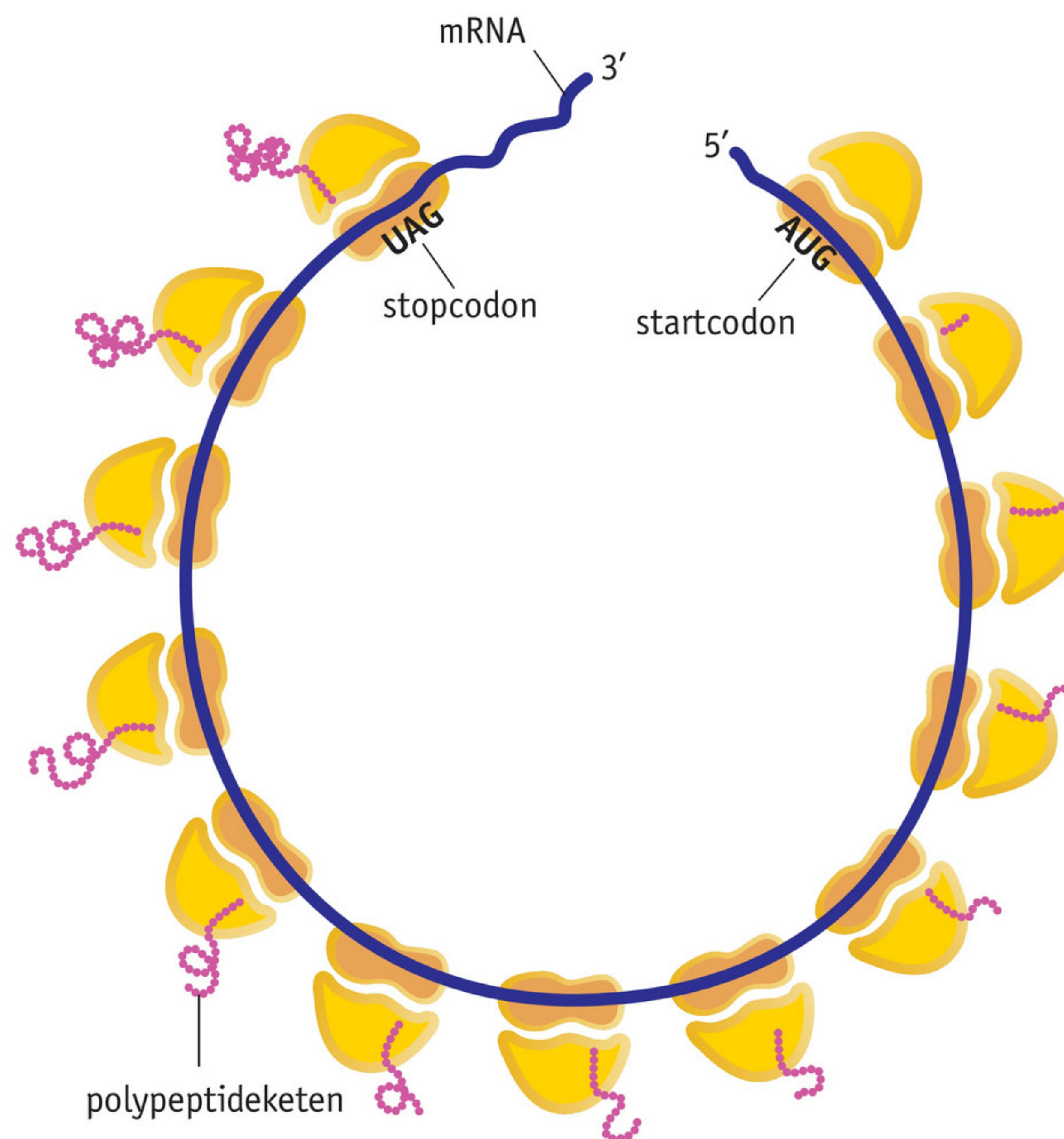
Stap 3: Het grote ribosoomdeel schuift nu drie nucleotiden door richting het 3'-uiteinde. Het tRNA op plaats P schuift door naar plaats E. Het tRNA-aminozuurcomplex op plaats A schuift door naar plaats P.

Stap 4: Hierna schuift het kleine ribosoomdeel met het gebonden mRNA ook drie nucleotiden verder op. De A-plaats is vrij om een nieuw tRNA-aminozuurcomplex te binden.

POLYRIBOSOMEN EN RELEASE-FACTOR

Als een ribosoom een stuk voorbij het startcodon is, kan een ander ribosoom binden aan het startcodon. Zo kunnen er meerdere ribosomen tegelijkertijd gebonden zijn aan één mRNA-molecuul. De cel kan dan veel meer eiwitten maken in een bepaalde tijd. Met een elektronenmicroscop zijn vaak clusters van ribosomen (**polyribosomen**) in de cel zichtbaar. Ze kunnen los voorkomen in het cytoplasma of gebonden aan het endoplasmatisch reticulum. Doordat een mRNA-molecuul vaak in een cirkel ligt, kan een ribosoom dat klaar is met de translatie, zich meteen opnieuw binden aan het startcodon (zie afbeelding 44).

► **Afb. 44** Een polyribosoom (schematisch).

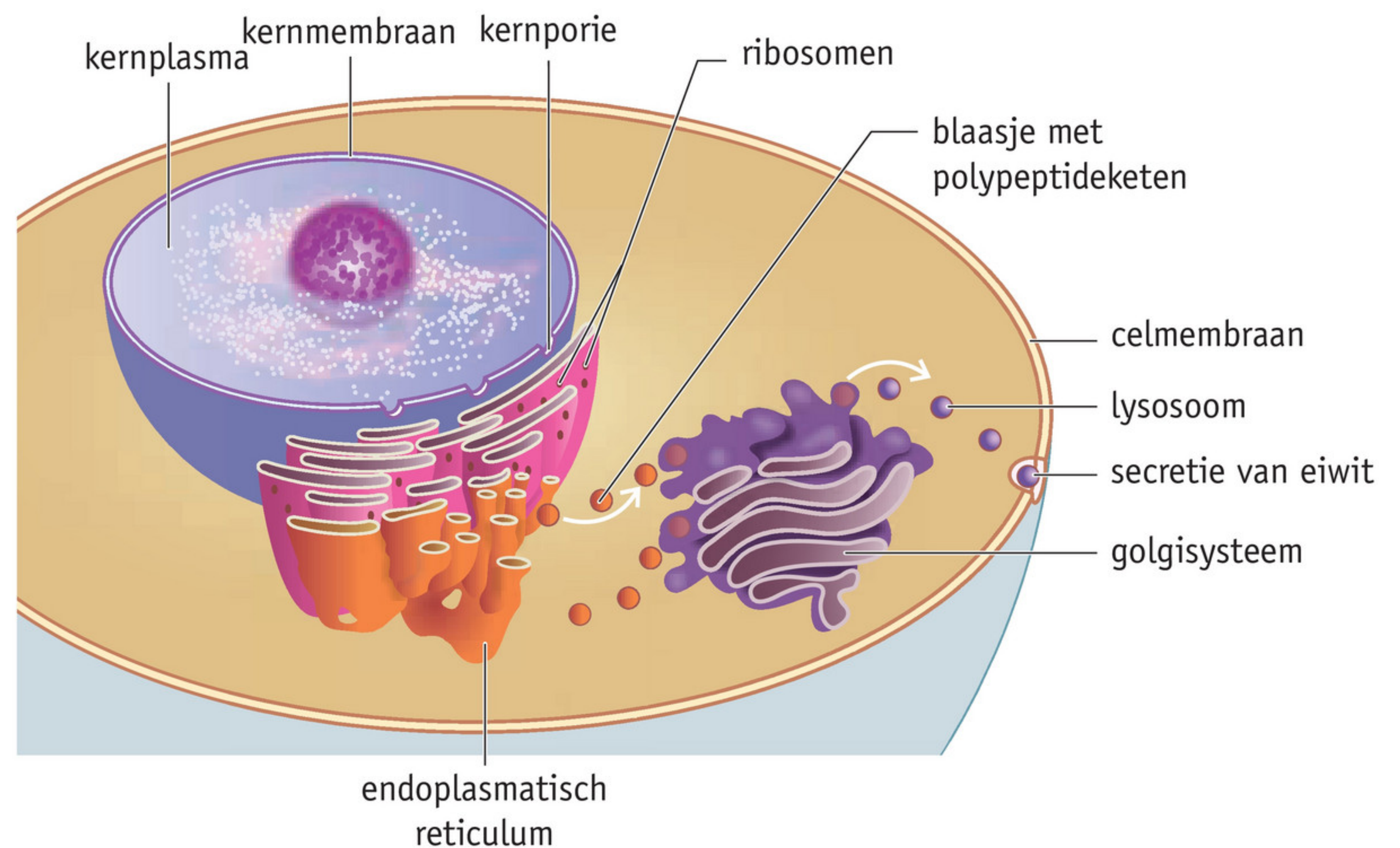


De translatie stopt wanneer een ribosoom een stopcodon bereikt. Er bestaat geen tRNA-aminozuurcomplex dat een stopcodon kan herkennen. In plaats daarvan bindt er een speciaal eiwitmolecuul (**release-factor**) aan het stopcodon in mRNA, waardoor de aminozuurketen loslaat en het kleine en grote ribosoomdeel uit elkaar gaan.

EIWITTEN

Nieuwe eiwitten die in een cel zijn gevormd door ribosomen die vrij in het cytoplasma liggen, komen in het cytoplasma terecht. Zijn de eiwitten gevormd door ribosomen op het endoplasmatisch reticulum, dan komen ze in het endoplasmatisch reticulum terecht. Door vouwing ontstaat dan de driedimensionale structuur. Een groot deel van de eiwitten gaat vervolgens naar het golgisysteem. Veel eiwitten worden daar nog verder bewerkt, maar sommige eiwitmoleculen worden pas functioneel als ze buiten de cel zijn afgescheiden (zie afbeelding 45). Wanneer een eiwit niet de juiste vorm heeft, kan het zijn functie niet uitvoeren en wordt het meestal vernietigd door bepaalde enzymen: de proteasen. Eiwitten met een verkeerde vorm kunnen ziekten veroorzaken als ze niet worden afgebroken en samenklonteren. Soms functioneren ze wel, maar voeren ze hun taak niet goed uit. Ook dat kan ziekten veroorzaken. Ziekten als diabetes, taaislijmziekte (cystische fibrose) of de ziekte van Alzheimer worden veroorzaakt door verkeerd gevouwen eiwitten.

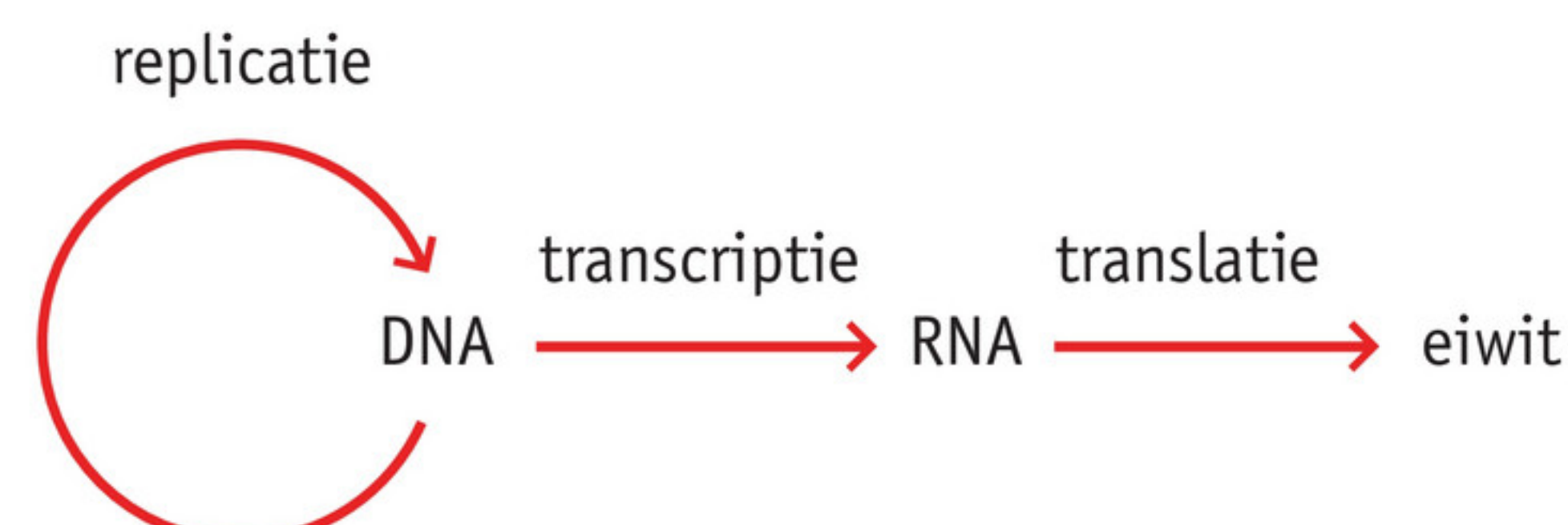
► **Afb. 45** De vorming van eiwitten.



opdrachten

- 25 a** Op welke plaats in het ribosoom gaat een aminozuur een peptidebinding aan met het aminozuur van het tRNA waardoor de aminozuurketen groeit?
- b** Door een fout verandert een codon in het mRNA van 5'-CAG-3' in 5'-GAG-3'. Verandert hierdoor de aminozuursamenstelling van het door dit mRNA gecodeerde eiwit? Zo ja, hoe?
- c** Cytoplasma bevat enzymen die mRNA afbreken. Leg uit dat deze enzymen nodig zijn voor een goed functioneren van de cel.
- d** Het aantal fouten dat wordt gemaakt bij de synthese van RNA is hoger dan bij de synthese van DNA. Toch hebben fouten bij de RNA-synthese minder blijvende gevolgen voor een organisme of voor het nageslacht van dat organisme dan fouten bij de DNA-synthese. Leg dit uit.
- 26** Bekijk afbeelding 46.
- a** Bij welk proces wordt DNA-ligase gebruikt?
- b** Bij welke groep organismen vindt RNA-processing plaats?
- c** Welke delen worden door splicing uit het pre-mRNA geknipt?
- d** Maak een schema waarbij de verschillen en overeenkomsten tussen DNA-replicatie, transcriptie en translatie duidelijk worden. Beantwoord de volgende vragen voor deze drie processen:
- Wat ontstaat er bij het proces?
 - Waaruit is het opgebouwd?
 - Waardoor wordt het opgebouwd?
 - Waar begint het proces?
 - Wat wordt er afgelezen?
 - In welke richting vindt het aflezen plaats?
 - Wanneer stopt het proces?

► **Afb. 46** Overzicht DNA-replicatie, transcriptie en translatie.



CONTEXT

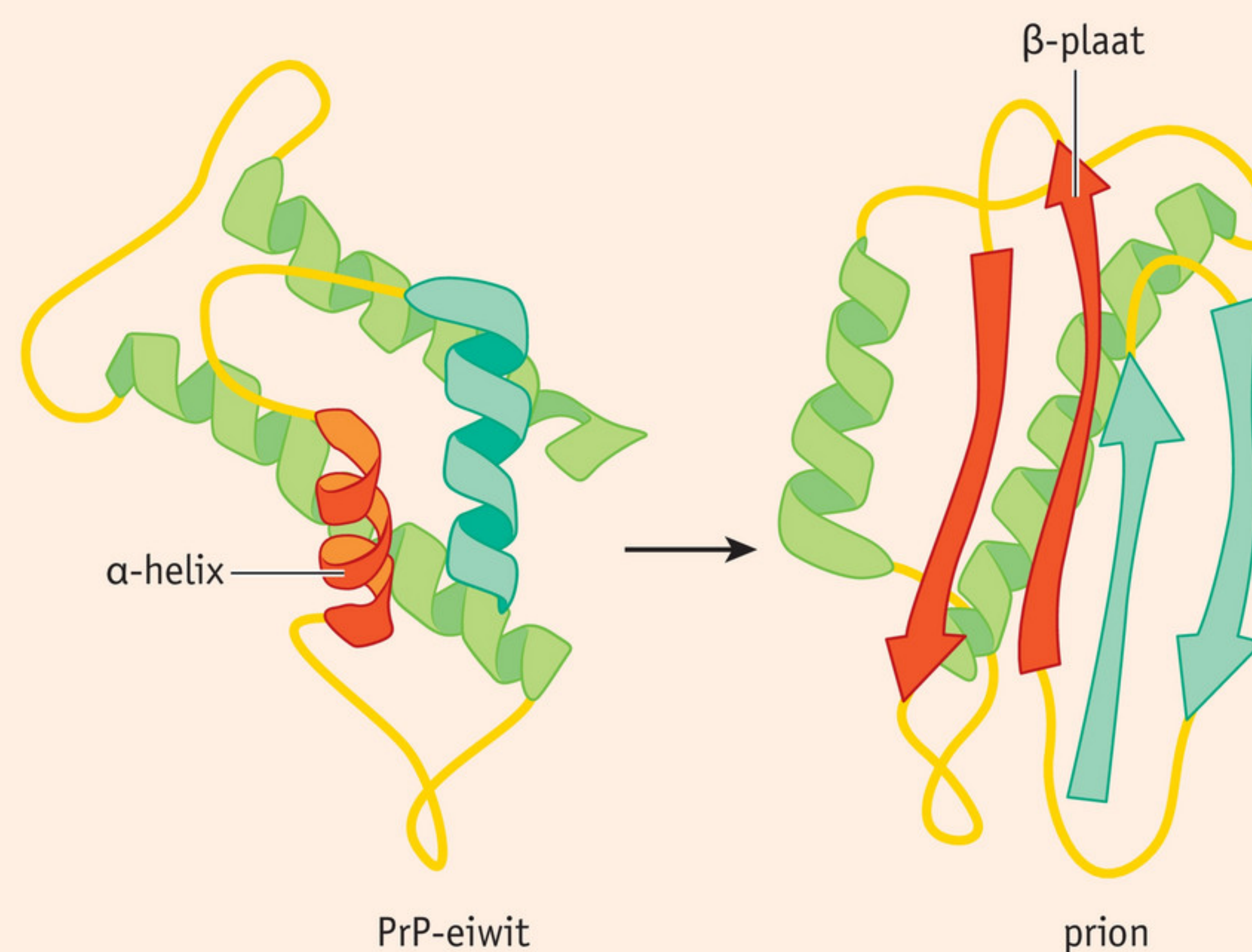
Leefwereld

Prionen

De gekkekoeienziekte of BSE werd in 1985 voor het eerst in Groot-Brittannië vastgesteld. Op televisie zag je beelden van koeien die zich vreemd bewogen en omvielen. Toen bekend werd dat bij mensen de ziekte van Creutzfeldt-Jakob (CJD) kan worden veroorzaakt door het eten van rundvlees dat besmet is met BSE, durfden veel mensen geen vlees meer te eten. Tot 1982 werd gedacht dat ziekteverwekkende micro-organismen altijd de oorzaak waren van infectieziekten. Micro-organismen bevatten allemaal DNA of RNA met de genetische code voor de voortplanting van het micro-organisme. Toen werd ontdekt dat prionen bij runderen BSE veroorzaken en bij mensen de dodelijke ziekte van Creutzfeldt-Jakob.

Prionen zijn abnormaal gevouwen eiwitten die ontstaan uit Prion Proteïnen (PrP-eiwitten). PrP-eiwitten spelen een grote rol bij de aanmaak van zenuwcellen in de hersenen. Prionen tasten het centrale zenuwstelsel van dieren en mensen aan. Daarbij ontstaan holle ruimten in de hersenen door het afsterven van zenuwcellen. Prionen zetten ertoe aan dat normaal gevouwen PrP-eiwitten ook abnormaal vouwen. Ze zijn overdraagbaar tussen diersoorten die soortgelijke PrP-eiwitten hebben.

► **Afb. 47** Structuur van een PrP-eiwit en van een prion (schematisch).



opdracht

- 27** Normale PrP-eiwitten hebben een helix als ruimtelijke structuur. De prionvorm heeft een veel stabielere structuur met β -platen (zie afbeelding 47). De β -plaatstructuur zorgt ervoor dat prionen snel gaan samenklonteren.
- Welke ruimtelijke structuur van het eiwit ondergaat een verandering als een PrP-eiwit een prion wordt? Gebruik bij deze opdracht je **Binas** (tabel 67H).
 - Verklaar hoe het eten van rundvlees dat besmet is met prionen die BSE veroorzaken, de ziekte van Creutzfeldt-Jakob (CJD) bij mensen kan veroorzaken.
 - Besmetting met prionen is moeilijk te voorkomen doordat ze bestand zijn tegen ontsmetten, bestralen, bevriezen, drogen en verhitten en ook tegen eiwitsplitsende enzymen. Toch is het aantal patiënten waarbij de diagnose CJD is gesteld, tot op heden beperkt gebleven. Hoe kun je dit verklaren?
 - Bij FFI (fatale familiale insomnie) lijdt een patiënt aan steeds toenemende slapeloosheid. FFI kan door overerving worden doorgegeven. Een nakomeling van een patiënt met FFI heeft 50% kans om de ziekte ook te krijgen. Op welke manier ontstaan prionen bij FFI? Leg je antwoord uit.



Leerdoelen

- Je kunt verschillende manieren van genregulatie beschrijven bij prokaryoten.
- Je kunt verschillende manieren van genregulatie beschrijven bij eukaryoten.
- Je kunt beschrijven wat het belang is van genexpressie voor zelfregulatie en zelforganisatie van een organisme.

5 Genexpressie

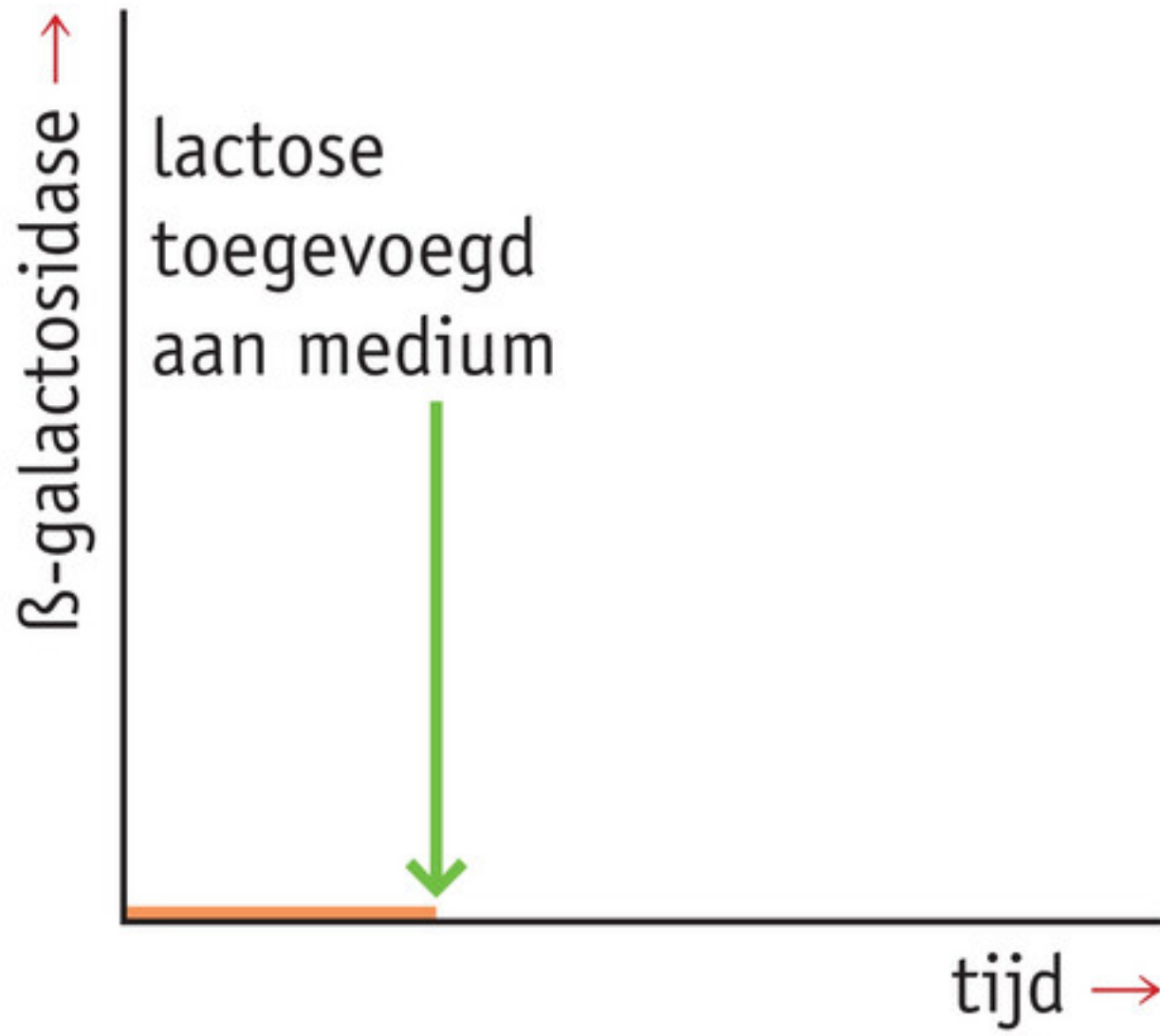
Alle cellen van een organisme hebben hetzelfde DNA in de celkern. Toch is de bouw en functie van bijvoorbeeld neuronen, kraakbeencellen en spiercellen heel verschillend. Hoe is dat mogelijk?

GENREGULATIE EN GENEXPRESSIE

Elke celkern in je lichaam bevat precies dezelfde genen. Maar niet alle genen zijn actief in alle cellen. De genen in een cel kunnen worden aan- en uitgezet. Dit noem je **genregulatie**. Wanneer een gen aan staat, wordt de informatie van het DNA door transcriptie omgezet in pre-mRNA en wordt mRNA door translatie omgezet in een eiwit. Dit noem je **genexpressie**. Het reguleren van de genexpressie maakt het voor cellen mogelijk om verschillende eiwitten te produceren op het moment dat de cel ze nodig heeft.

Zowel prokaryoten als eukaryoten passen hun genexpressie aan wanneer milieufactoren veranderen. Bij meercellige eukaryoten met hetzelfde genoom in alle cellen hangt de genexpressie in een cel niet alleen af van de milieufactoren maar ook van de celfunctie. Tijdens de ontwikkeling van een meercellige eukaryoot van een zygote tot een volwassen organisme, moeten de juiste genen op het juiste moment en de juiste plaats tot expressie komen. Zowel bij prokaryoten als eukaryoten wordt dat geregeld door **regulatorgenen**. In prokaryoten coderen ze voor een repressor. In eukaryoten coderen zij voor transcriptiefactoren.

▼ Afb. 48

ONDERZOEK		GENEXPRESSIE BIJ <i>E. COLI</i>
Inleiding	<i>Escherichia coli</i> (<i>E. coli</i>) is een bacterie die in de dikke darm leeft van suikers zoals glucose en lactose. Voor de vertering en opname van lactose maakt <i>E. coli</i> onder andere het enzym β -galactosidase, dat lactose splitst in glucose en galactose. De hoeveelheid lactose in de darmen is afhankelijk van de voedselinname en verandert continu. Wanneer je een glas melk drinkt, bevat de darminhoud veel lactose. Er is bij <i>E. coli</i> onderzoek gedaan naar de manier waarop de synthese van enzymen voor de vertering van lactose wordt gereguleerd. Als <i>E. coli</i> groeit op een medium met glucose, produceren de bacteriën slechts zeer kleine hoeveelheden van deze enzymen.	
Onderzoeksvraag		
Hypothese	Bij toename van de concentratie lactose stijgt de genexpressie van het β -galactosidasegen bij <i>E. coli</i> .	
Experiment	Van een medium met <i>E. coli</i> maar zonder lactose wordt de concentratie β -galactosidase bepaald. Vervolgens wordt aan het medium lactose toegevoegd. Daarna wordt op verschillende momenten de concentratie β -galactosidase gemeten. De gegevens worden uitgezet in een diagram.	
Resultaat	β -galactosidaseproductie bij <i>Escherichia coli</i> (schematisch). 	
Conclusie	Na toevoeging van lactose aan een medium met <i>E. coli</i> is de genexpressie van het β -galactosidasegen toegenomen. De hypothese is aangenomen.	

opdracht

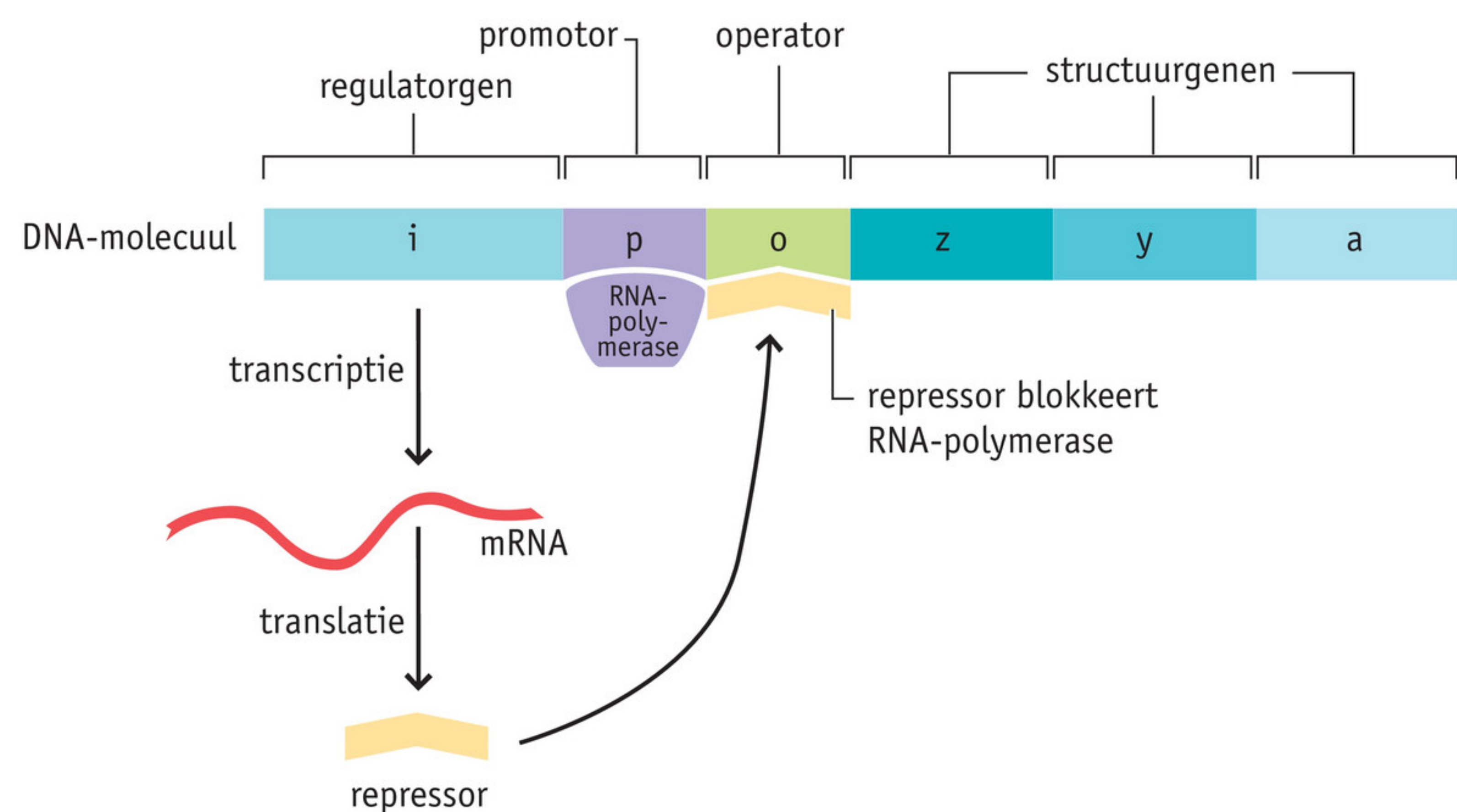
- 28** Uit het onderzoek van afbeelding 48 blijkt dat het milieu invloed heeft op de genexpressie bij *E. coli*.
- a** Wat was de onderzoeksvraag?
 - b** De resultaten zijn uitgewerkt in een diagram.
Neem de grafiek over en maak deze af.

GENREGULATIE BIJ PROKARYOTEN

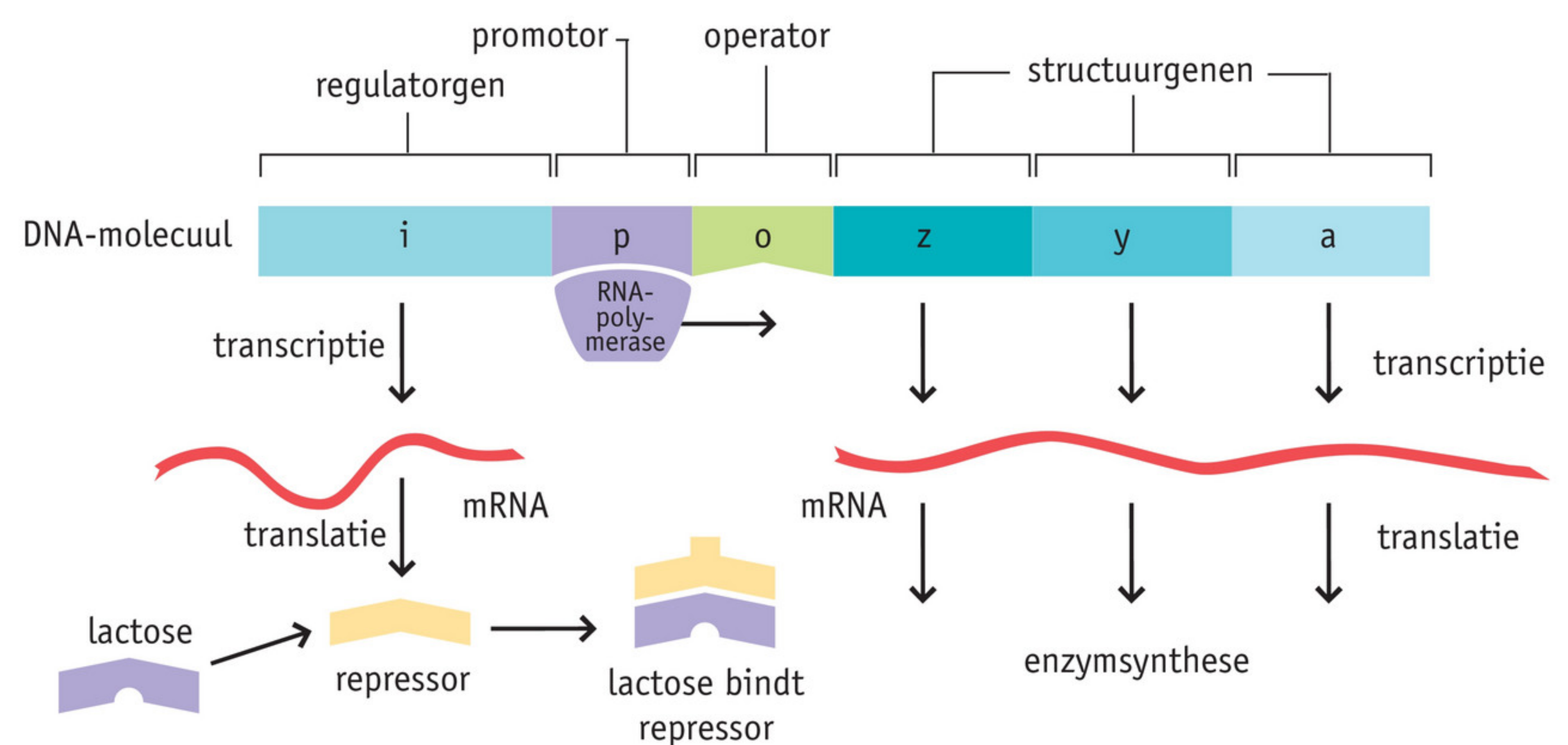
Uit het onderzoek van afbeelding 48 blijkt dat het milieu invloed heeft op de genexpressie bij *E. coli*. Het toevoegen van lactose brengt de genexpressie op gang waardoor *E. coli* onder andere het enzym β -galactosidase produceert. Een stof die de genexpressie op gang brengt zoals lactose, noem je een **inductor**. In prokaryoten bevatten **structuurgenen** de informatie voor het vormen van een RNA of eiwit. Langs structuurgenen kan transcriptie plaatsvinden. De structuurgenen die coderen voor 'samenwerkende' producten, liggen bij prokaryoten vaak naast elkaar in het DNA-molecuul achter een gezamenlijke promotor. Daardoor kan de expressie van deze genen tegelijk worden beïnvloed. Het deel van het DNA dat alle genen bevat die de vorming van een eiwit reguleren, heet een **operon**.

Bij *E. coli* coderen de structuurgenen *z*, *y* en *a* voor drie enzymen die een rol spelen bij de vertering en opname van lactose (zie afbeelding 49.1). Wanneer er geen lactose aanwezig is, vindt er geen transcriptie plaats van deze structuurgenen. Er is dan een **repressor** gebonden aan de **operator** die in het DNA vóór de structuurgenen ligt. RNA-polymerase dat gebonden is aan de promotor, wordt daardoor geblokkeerd en kan de structuurgenen niet aflezen. Een regulatorgen codeert voor het repressormolecuul. Repressormoleculen hebben twee bindingsplaatsen. Behalve met de operator kunnen ze ook een binding aangaan met een inductor. Wanneer lactose aanwezig is, bindt lactose aan de repressor (zie afbeelding 49.2). Die verandert hierdoor van vorm en kan niet meer aan de operator binden. RNA-polymerase kan nu langs de operator om de structuurgenen *z*, *y* en *a* af te lezen. In afbeelding 49.2 is weergegeven dat door transcriptie één mRNA-streng is gevormd. Hiermee kunnen ribosomen de drie enzymen synthetiseren voor de vertering en opname van lactose.

► **Afb. 49** De werking van een repressor.



1 repressie van structuurgenen bij *E. coli*



2 opheffing van de repressie door een inductor bij *E. coli*

Door de aanwezigheid van lactose komen de structuurgenen z, y en a tot expressie. Doordat de inductor vaak het substraat is van de enzymen die onder invloed van de structuurgenen worden gesynthetiseerd, vindt regulatie van de genexpressie automatisch plaats.

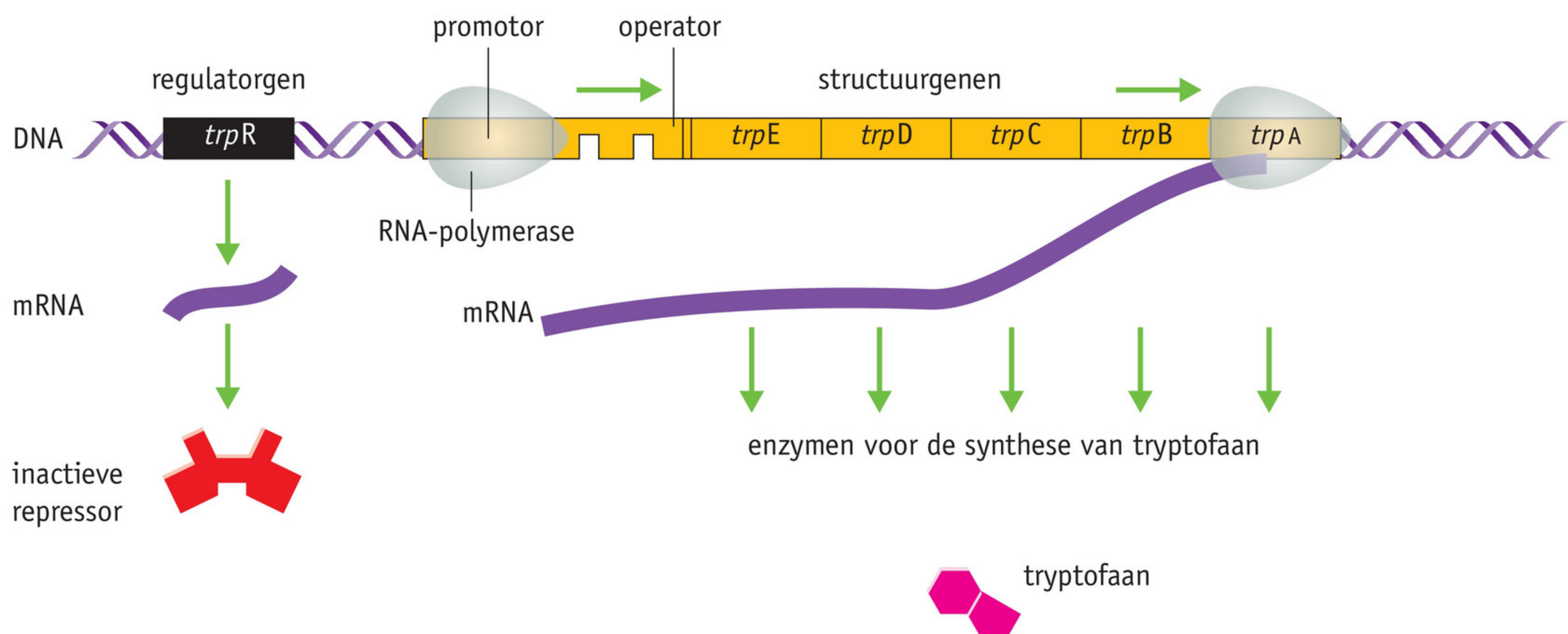
Repressors kunnen actief of inactief zijn. Een actieve repressor is gebonden aan de operator en blokkeert RNA-polymerase. In afbeelding 49.2 wordt de repressor inactief wanneer een inductor (substraatmolecuul) bindt aan de repressor. De repressor kan dan geen binding meer aangaan met de operator. RNA-polymerase wordt niet meer geblokkeerd. Nu kan er wel transcriptie plaatsvinden. De aanwezigheid van inductors brengt de genexpressie op gang.

Er zijn ook repressors die juist actief worden wanneer er een molecuul bindt aan de repressor. Zo'n molecuul heet een **corepressor**. Door de binding van een corepressor kan de repressor binden aan de operator en RNA-polymerase blokkeren. De aanwezigheid van een corepressor onderdrukt de genexpressie.

opdracht

- 29 *E. coli* heeft vijf structuurgenen die coderen voor enzymen die betrokken zijn bij de synthese van het aminozuur tryptofaan. Tryptofaan komt onder andere voor in banaan, chocolade en melk. Wanneer er voldoende tryptofaan aanwezig is in de dikke darm, worden de structuurgenen tegelijkertijd uitgezet. Als de gastheer van deze bacterie voedsel heeft gegeten dat weinig of geen tryptofaan bevat, worden de vijf genen actief en maakt de bacterie het aminozuur zelf.
- Stel dat afbeelding 50 de situatie weergeeft in een *E. coli*-bacterie in de dikke darm van een gastheer. Heeft de gastheer dan voedsel gegeten met veel of weinig tryptofaan? Leg je antwoord uit.
 - Onder welke omstandigheden zal de repressor binden aan de operator? Leg je antwoord uit.
 - Is tryptofaan een inductor of een corepressor?
 - Als een inductor zich aan de repressor bindt, wordt de repressor dan actief of inactief?
 - Welke moleculen zullen vaak als corepressors werken: substraatmoleculen of moleculen van reactieproducten? Leg je antwoord uit.

▼ **Afb. 50** De productie van enzymen die zijn betrokken bij de synthese van tryptofaan in *E. coli* (schematisch).



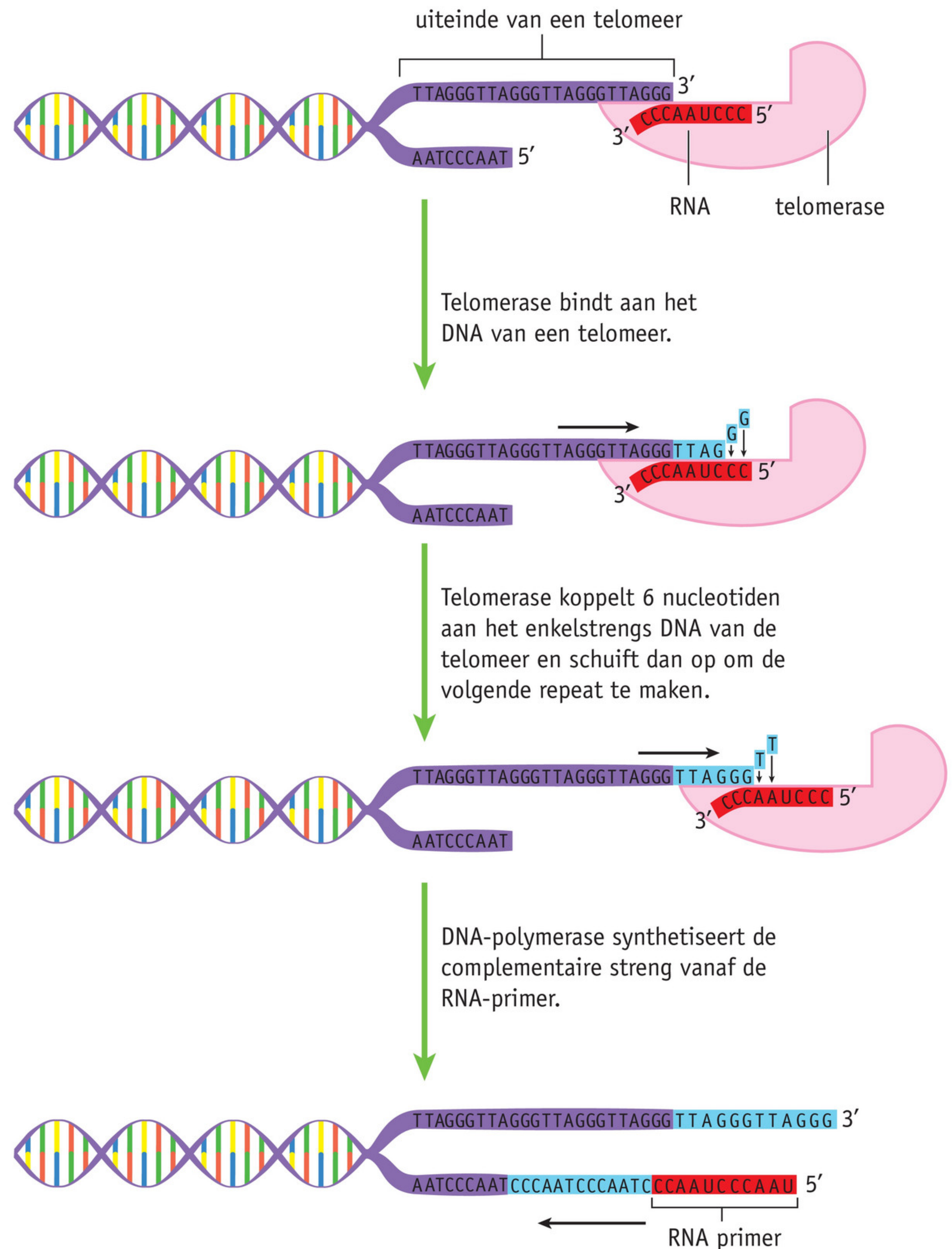
GENREGULATIE BIJ EUKARYOTEN

Veel eukaryoten zijn meercellig. Een meercellig organisme ontwikkelt zich van een zygote tot een volwassen individu met gespecialiseerde cellen die verschillende functies hebben. Mensen hebben bijvoorbeeld zo'n 220 verschillende **celtypen**. Deze cellen zijn ontstaan uit **stamcellen**. Dat zijn cellen die nog niet (volledig) zijn gespecialiseerd. Ze kunnen zich onbeperkt delen waarbij een van de dochtercellen een nieuwe stamcel wordt en de andere dochtercel zich gaat differentiëren tot een specifiek celtype.

Zaadcelmoedercellen, eicelmoedercellen, stamcellen en kankercellen kunnen onbeperkt blijven delen doordat in deze cellen het enzym **telomerase** voorkomt. Telomerase kan een telomeer weer langer maken.

Tijdens het embryonale stadium is telomerase verantwoordelijk voor de synthese van de telomeren, maar na de geboorte wordt het telomerasegen in de meeste cellen onderdrukt. Telomerase is een enzym met een RNA-deel. Het RNA-deel dient als complementaire sequentie bij de synthese van DNA voor de verlenging van een telomeer (zie afbeelding 51).

► **Afb. 51** Telomerase verlengt een telomeer.



OMNIPOTENT, PLURIPOTENT EN MULTIPOTENT

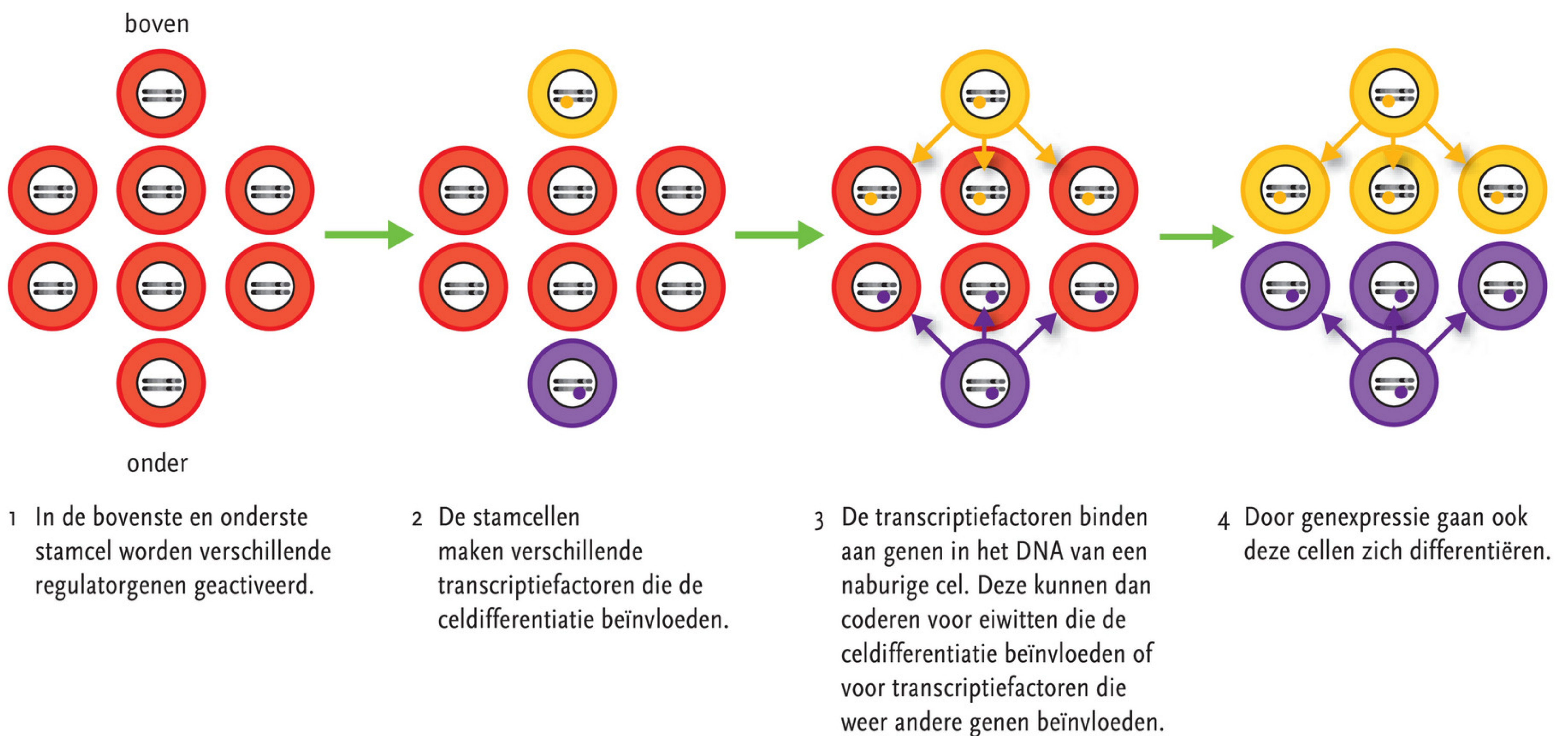
De embryonale stamcellen die na de eerste delingen van de bevruchte eicel ontstaan, zijn **omnipotent** of **totipotent**. Ze kunnen zich ontwikkelen tot elk celtype, ook tot celtypen die niet tot het embryo behoren, zoals de cellen van de placenta en navelstreng. Na de eerste klievingsdelingen ontstaat de blastula met daarin de embryonaalknop die bestaat uit stamcellen die zich kunnen ontwikkelen tot alle celtypen van het organisme. Deze stamcellen noem je **pluripotent**. Pluripotente embryonale stamcellen kunnen zich niet differentiëren tot cellen van de placenta of navelstreng. De pluripotente cellen specialiseren zich verder tot stamcellen waaruit enkel nog cellen kunnen ontstaan met een meer specifieke functie. Deze **multipotente** stamcellen kunnen zich alleen ontwikkelen tot een beperkt aantal celtypen, bijvoorbeeld bloedstamcellen die zich kunnen ontwikkelen tot verschillende soorten bloedcellen of bloedplaatjes. Stamcellen zijn belangrijk bij de vroege ontwikkeling van een organisme en spelen ook in jonge en volwassen organismen een grote rol. In bepaalde weefsels van een volwassen organisme zijn adulte (volwassen) stamcellen te vinden. Deze stamcellen zijn multipotent en zorgen voor voortdurende vernieuwing van cellen met een korte levensduur.

CELDIFFERENTIATIE

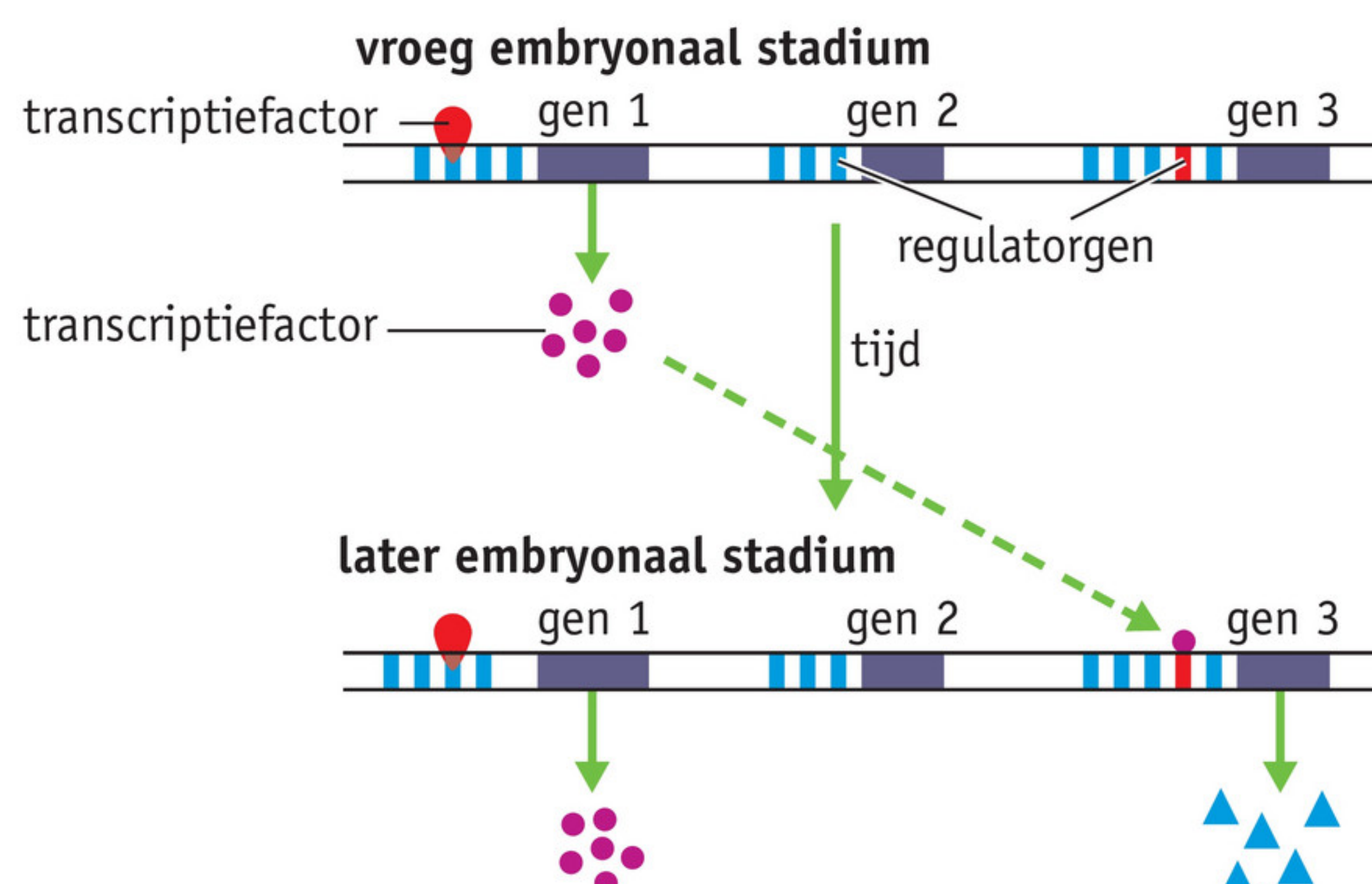
Celdifferentiatie van embryonale stamcellen wordt bepaald door de plaats van de cellen in het embryo. Pluripotente embryonale stamcellen beïnvloeden elkaar doordat in hun DNA regulatorgenen tot expressie worden gebracht die coderen voor transcriptiefactoren. RNA-polymerase kan bij eukaryoten alleen aan een promotor in het DNA binden voor transcriptie, wanneer daar bepaalde transcriptiefactoren aan zijn gebonden. De plaats van een stamcel in het embryo bepaalt welk regulatorgen er wordt aangezet en daardoor welke transcriptiefactor er wordt gemaakt (zie afbeelding 52). Wanneer deze bindt aan een specifieke sequentie in het DNA van de stamcel, komen er genen tot expressie. De eiwitten van deze genen kunnen er bijvoorbeeld voor zorgen dat de cel zich gaat differentiëren. Andere genen coderen voor transcriptiefactoren die genen in de eigen cel of in nabijgelegen stamcellen beïnvloeden. Die kunnen door de afgifte van transcriptiefactoren weer een volgend regulatorgen beïnvloeden. Zo ontstaan er, door een aaneenschakeling van genregulatie en genexpressie, verschillende gespecialiseerde cellen, weefsels en organen.

Gedurende de verschillende fasen van de ontwikkeling van een organisme kunnen er in stamcellen andere genen tot expressie worden gebracht (zie afbeelding 53). Door de wisselende genexpressie ontstaan er gedifferentieerde cellen waaruit zich nieuwe weefsels en organen kunnen ontwikkelen.

▼ **Afb. 52** Genregulatie en celdifferentiatie in embryonale stamcellen.



► **Afb. 53** Het reguleren van de genexpressie tijdens verschillende fasen van de embryonale ontwikkeling.



APOPTOSE

Apoptose speelt een belangrijke rol in de embryonale ontwikkeling. Apoptose zorgt er bijvoorbeeld voor dat de handen en voeten bij de mens worden gevormd. De cellen van het weefsel dat aanvankelijk tussen de vingers en tenen aanwezig is, wordt door apoptose afgebroken.

In de cellen van dieren zijn altijd enzymen aanwezig die de cel kunnen doden zodra ze worden geactiveerd. Dat gebeurt bijvoorbeeld wanneer een cel 'ongewenst' is. Enzymen zorgen ervoor dat het cytoskelet van de cel wordt afgebroken. Hierdoor zakt de cel ineen en verliest het contact met de omliggende cellen. Enzymen knippen vervolgens het DNA in de cel in stukjes. De cel valt uiteen en de resten worden opgeruimd, bijvoorbeeld door macrofagen of door enzymen in lysosomen.

▼ **Afb. 54** Een poot van een fruitvliegje met een oog.



opdrachten

- 30 a Wat gebeurt er in cellen zonder telomerase met het enkelstrengs DNA aan de uiteinde van telomeren?
b Wat gebeurt er met een cel wanneer deze in staat is om het telomerasegen te reactiveren?
- 31 Welk type stamcel is een bevruchte eicel? En een huidstamcel?
- 32 Bij fruitvliegjes produceert het regulatorgen Ey een transcriptiefactor die verantwoordelijk is voor de vorming van een oog.
a Brengt deze transcriptiefactor één gen of meer genen tot expressie? Leg je antwoord uit.
b Door kunstmatig ingrijpen van onderzoekers in een vroeg embryonaal stadium, ontstaan fruitvliegjes met een oog op hun poot (zie afbeelding 54). Beschrijf hoe de onderzoekers hebben ingegrepen in de embryonale ontwikkeling.
c Wat tonen de onderzoekers hiermee aan? Formuleer twee conclusies.
- 33 Bij mensen wordt op het moment van de bevruchting bepaald of het embryo een vrouw of een man wordt. Dit hangt af van het paar geslachtschromosomen in een bevruchte eicel: XX of XY. Het SRY-gen dat is gelegen op het Y-chromosoom, stuurt de ontwikkeling van een embryo tot een man. Hiervoor produceert het gen transcriptiefactoren die een aantal andere genen activeren en onderdrukt het de expressie van genen van het X-chromosoom. De transcriptiefactoren beïnvloeden op hun beurt weer andere genen, enzovoort, waardoor het embryo zich uiteindelijk tot een man ontwikkelt. Toch zijn alle embryo's in de eerste vijf tot zes weken vrouwelijk.
a Geef een verklaring voor het feit dat alle embryo's de eerste vijf tot zes weken fenotypisch vrouwelijk zijn.
b Op het moment van de bevruchting ligt vast tot welk geslacht een embryo zich gaat ontwikkelen.
Leg uit hoe het dan mogelijk is dat mannen tepels hebben.
c Bij iemand waarbij het SRY-gen op het Y-chromosoom niet tot expressie komt, komt het fenotype niet overeen met het genotype. Leg dat uit.

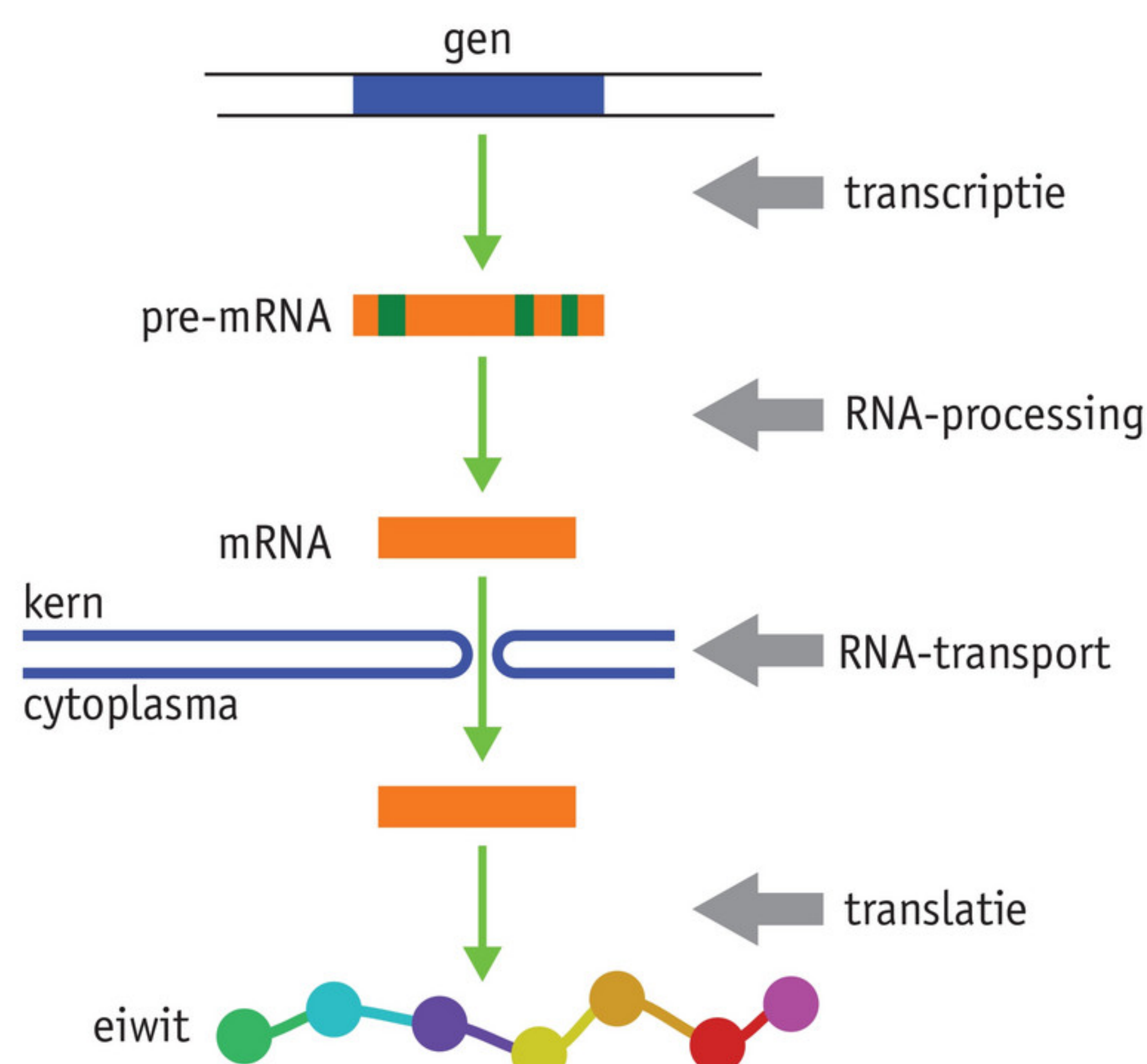
- 34 Bij de ontwikkeling van een kikkervisje tot volwassen kikker vindt apoptose plaats.
- Wat is het doel van apoptose bij het kikkervisje?
 - Bij syndactylie zitten er bij een mens twee of meer vingers of tenen aan elkaar vast. Syndactylie ontstaat in de zesde tot achtste week van de embryonale ontwikkeling doordat er geen of te weinig apoptose plaatsvindt. In de meeste gevallen is alleen de huid vergroeid. Heel soms is ook het bot vergroeid. Syndactylie komt ook voor bij dolfijnen en walvissen. Leg uit dat syndactylie een voordeel is voor dolfijnen en walvissen.

GENREGULATIE BIJ VOLWASSEN ORGANISMEN

Ook bij volwassen eukaryoten is de genexpressie afhankelijk van de functie van de cel en van de omstandigheden. De cel maakt hierdoor geen overbodige producten. In een menselijke cel komen op een willekeurig moment gemiddeld 3% tot 5% van de genen tot expressie.

Er zijn verschillende mechanismen voor genregulatie in eukaryoten. Alle stappen in de genexpressie kunnen worden gereguleerd (zie afbeelding 55), maar het belangrijkste controlepunt is het wel of niet laten plaatsvinden van RNA-transcriptie.

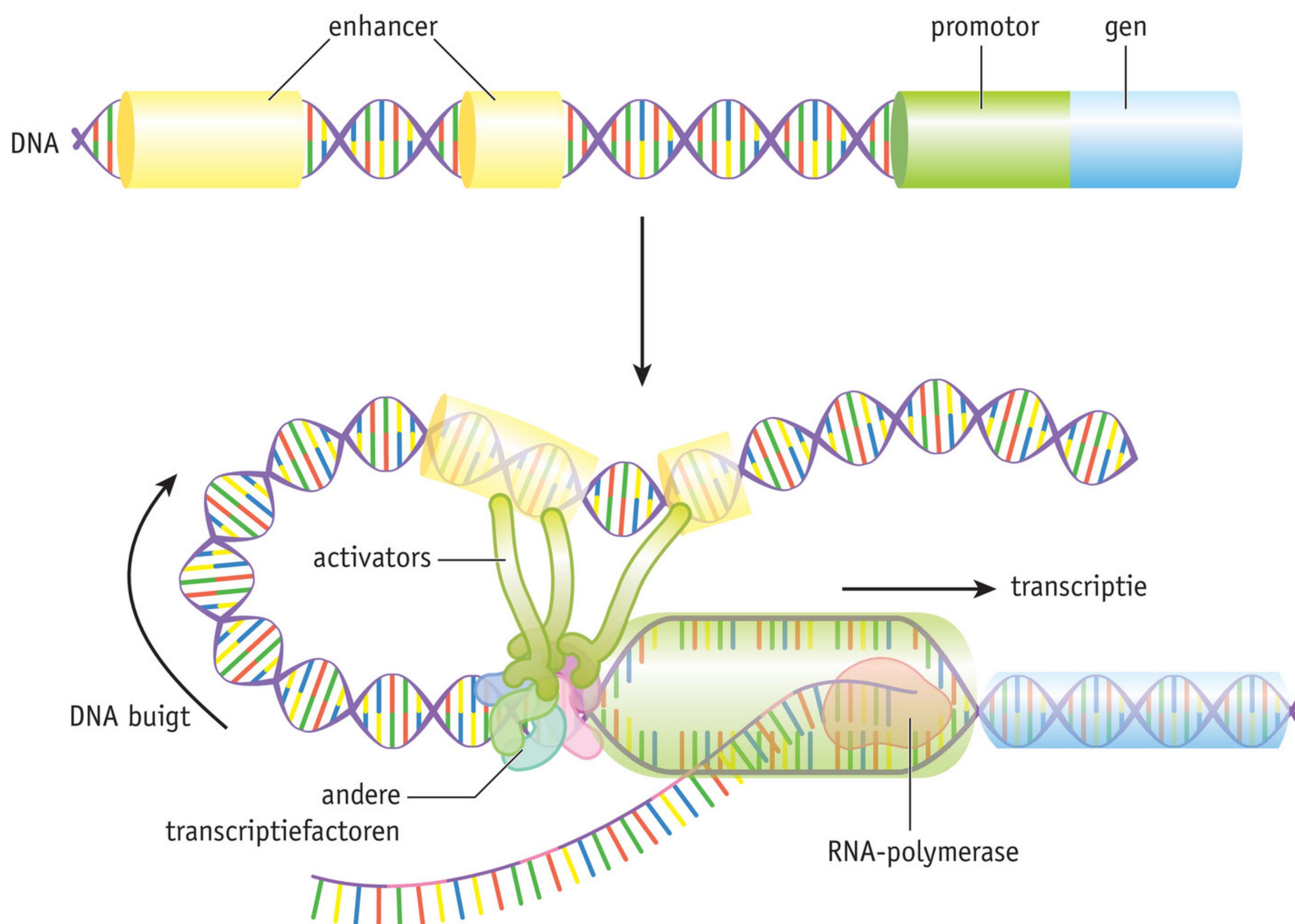
► **Afb. 55** Mogelijkheden voor genregulatie bij de eiwitsynthese.



Bij eukaryoten heeft RNA-polymerase de hulp van transcriptiefactoren nodig om de transcriptie te kunnen beginnen. Er bestaan vele soorten transcriptiefactoren, waaronder activators en repressors. **Activators** binden aan een specifieke DNA-sequentie. Deze sequenties heten **enhancers**. Ze liggen vaak ver van het gen dat ze reguleren vandaan. Zodra de activators zijn gebonden aan de enhancers, buigt het DNA en kunnen andere transcriptiefactoren en RNA-polymerase binden aan de promotor. Wanneer het complex compleet is, kan RNA-polymerase beginnen met transcriptie (zie afbeelding 56). Wanneer repressors binden aan bepaalde sequenties in het DNA, blokkeren zij daardoor de transcriptie.

Door DNA compact te maken, kunnen transcriptiefactoren en RNA-polymerase niet binden aan het DNA. Hierdoor wordt de genexpressie geblokkeerd en staat het gen uit. Bepaalde stoffen kunnen de histonen ertoe aanzetten om het DNA steviger of juist losser te binden. Dat bepaalt de mate waarin het DNA is af te lezen. In afbeelding 30 en 37 kan transcriptie plaatsvinden doordat het DNA daar losser is gebonden.

▼ **Afb. 56** Een voorbeeld van de aanvang van transcriptie bij eukaryoten.



DNA-METHYLERING

Soms is DNA op bepaalde plaatsen niet meer af te lezen doordat er methylgroepen aan de stikstofbasen in het DNA zijn gebonden (meestal aan cytosine). Dit noem je **DNA-methylering**. De volgorde van de nucleotiden verandert hierdoor niet, maar genen kunnen hierdoor worden aan- of uitgezet. Wanneer bij een organisme bepaalde genen zijn gemethyleerd, wordt bij elke celdeling de nieuwe DNA-streng die na replicatie is ontstaan, ook gemethyleerd. Op deze manier kunnen methyleringspatronen zelfs worden doorgegeven aan het nageslacht.

De wetenschap van de **epigenetica** houdt zich bezig met het bestuderen van omkeerbare veranderingen in de activiteit van genen, die niet het gevolg zijn van veranderingen in de nucleotidevolgorde van het DNA. Voorbeelden hiervan zijn het steviger of losser binden van DNA door histoneiwitten en DNA-methylering.

De nucleotidevolgorde van het DNA bepaalt welke eiwitten een gen aanmaakt. De activiteit van een gen wordt beïnvloed door de celfunctie en de omstandigheden. Door genen aan of uit te zetten, kunnen organismen zich snel aanpassen aan de omstandigheden en dat levert een evolutionair voordeel op. Wanneer een gen voor langere tijd aan of uit staat, wordt dit een verworven eigenschap. Het gen blijft dan aan of uit staan. Bij DNA-replicatie wordt deze toestand doorgegeven aan dochtercellen en bij voortplanting aan de nakomelingen.

GENREGULATIE DOOR ALTERNATIEVE SPLICING

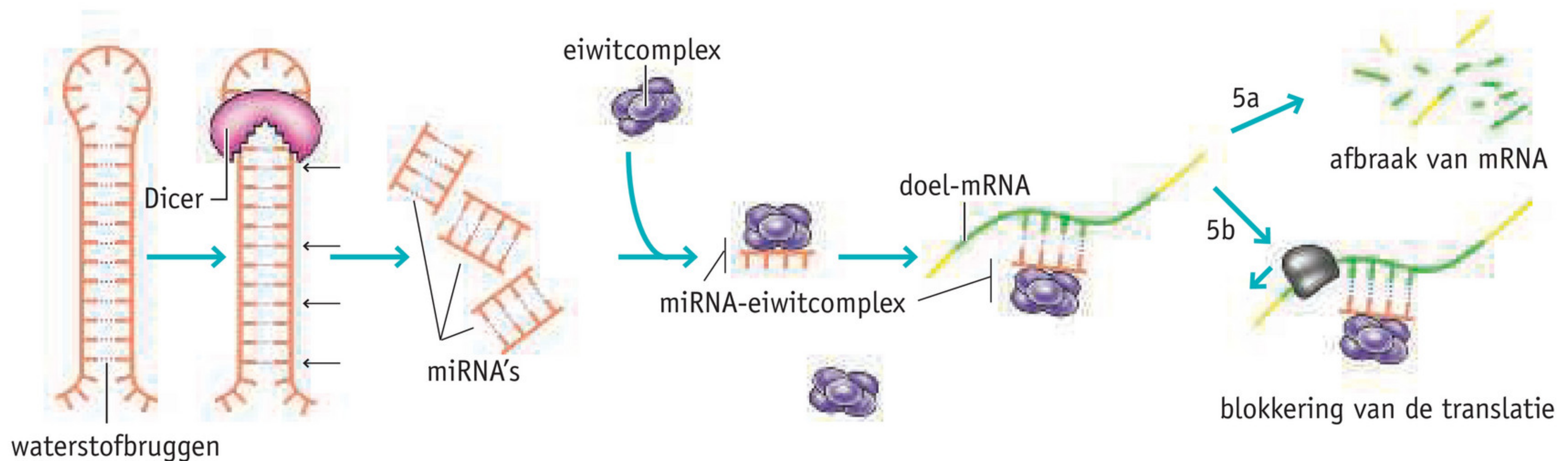
Genregulatie is ook mogelijk door RNA-processing. Door verschillende mogelijkheden voor splicing van een pre-mRNA-molecuul, kunnen verschillende mRNA-moleculen worden gevormd (zie afbeelding 34). Hierdoor kan één gen coderen voor verschillende eiwitten. Welk eiwit er wordt gesynthetiseerd, hangt af van de functie van de cel en van de omgevingsfactoren.

RNA-INTERFERENTIE (RNAi)

Genregulatie kan plaatsvinden door translatie te voorkomen, zodat er geen eiwit kan worden gesynthetiseerd. Een kort type RNA, **micro-RNA (miRNA)**, remt de expressie van genen door het afbreken of blokkeren van mRNA-moleculen zodat geen translatie kan plaatsvinden. Dit proces heet **RNA-interferentie** of **RNAi** (zie afbeelding 57).

Het miRNA wordt gevormd uit een langere RNA-keten en heeft twee complementaire nucleotidesequenties. Deze gedeelten vormen met waterstofbruggen een dubbelstrengs lus. Het enzym Dicer knipt de dubbelstrengs RNA-keten in korte stukjes miRNA. Een van de strengen van het miRNA wordt afgebroken. De andere streng is complementair aan een sequentie in een mRNA-molecuul. Dit is het doel-mRNA. Het enkelstrengs miRNA bindt eerst aan een eiwitcomplex. Het miRNA-eiwitcomplex bindt vervolgens aan het doel-mRNA (zie afbeelding 57.4). Door de binding kan translatie van het doel-mRNA worden geblokkeerd of kan het doel-mRNA worden afgebroken doordat het in stukken wordt geknipt. Op deze manier kan miRNA de concentratie van bepaalde eiwitten in de cel bepalen.

▼ **Afb. 57** RNA-interferentie (schematisch).



1 RNA

2 Het enzym Dicer knipt korte miRNA's.

3 Een van de strengen van het miRNA bindt aan een eiwitcomplex.

4 Het 'miRNA-eiwitcomplex' bindt aan een specifiek doel-mRNA.

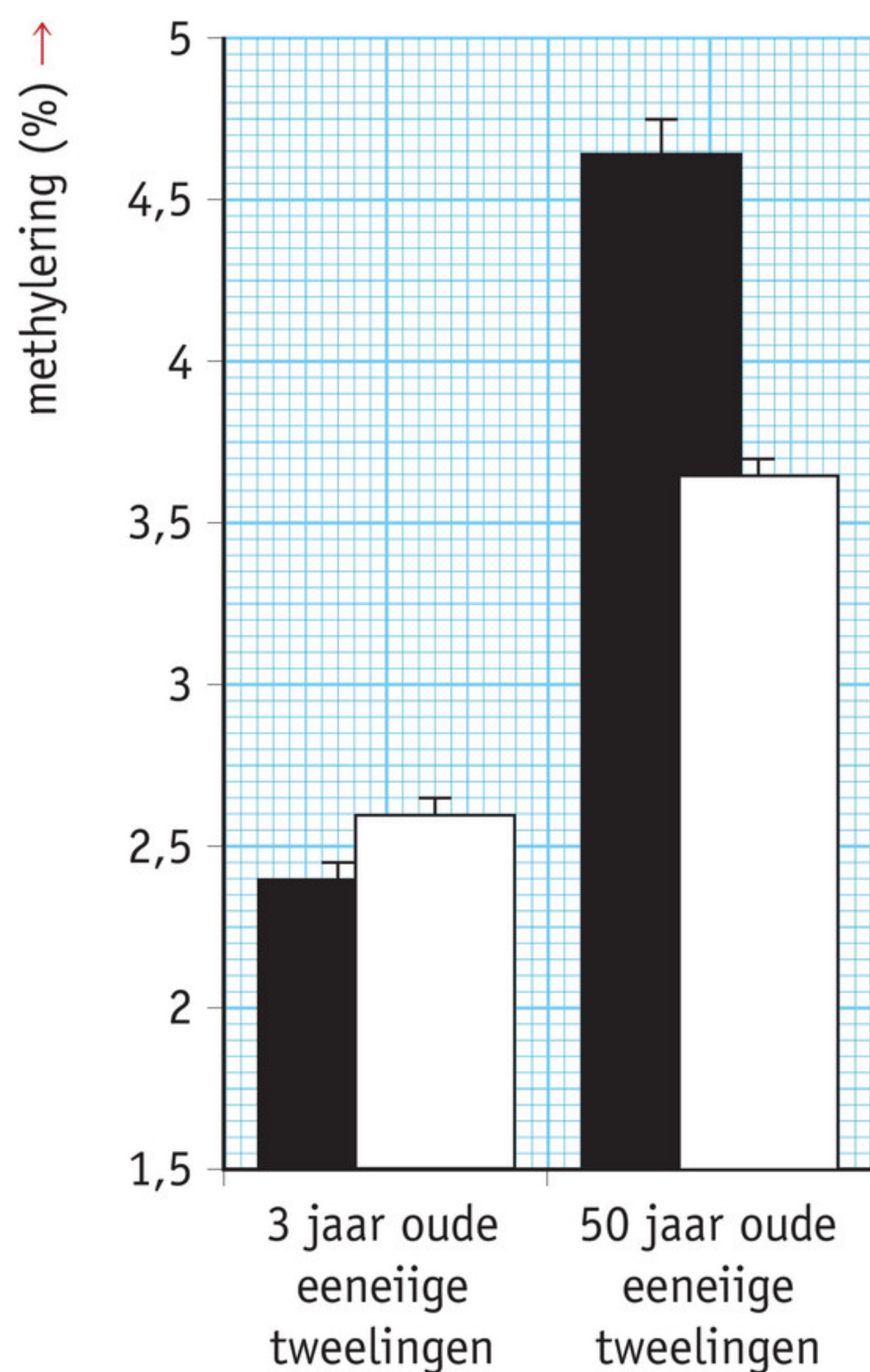
5a Het doel-mRNA wordt in stukken geknipt.

5b Translatie van het doel-mRNA wordt voorkomen.

opdrachten

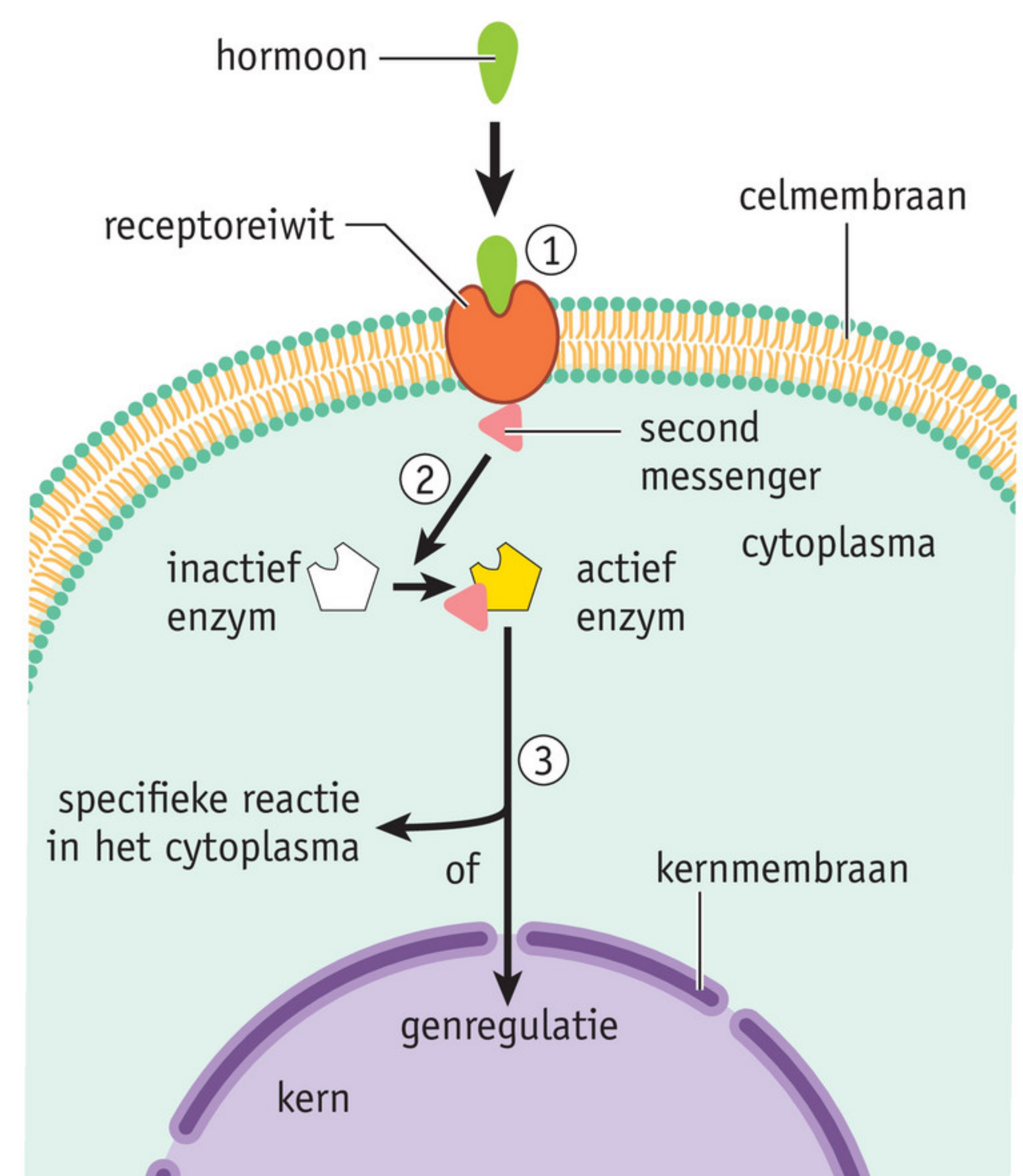
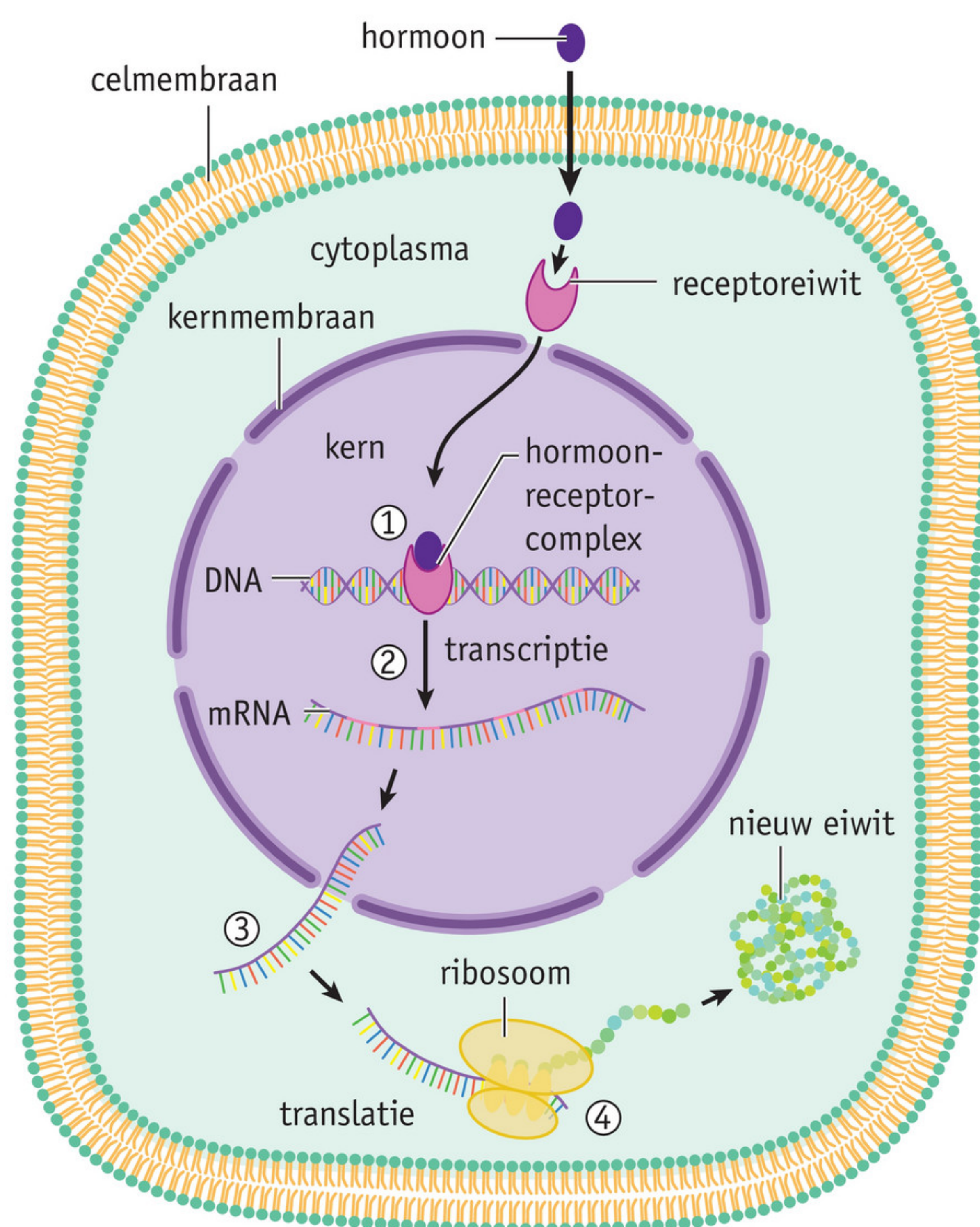
- 35 a** Hoe kunnen zenuwcellen en huidcellen zich met behulp van transcriptiefactoren zo verschillend hebben ontwikkeld, terwijl in deze cellen hetzelfde DNA aanwezig is?
- b** Een van de oorzaken van geheugenproblemen bij de ziekte van Alzheimer is dat zenuwcellen hun activiteit verliezen. Men onderzoekt nu de invloed van transcriptiefactoren op zenuwcellen die betrokken zijn bij de ziekte van Alzheimer. Het onderzoek heeft als doel de ziekte te stoppen of de ontwikkeling ervan af te remmen. Naar welk type transcriptiefactoren wordt gezocht?

▼ **Afb. 58** Het percentage DNA-methylering bij eeneiige tweelingen.



- 36 a Op welke manier kunnen epigenetisch verworven eigenschappen een evolutionair voordeel opleveren?
- b In stresssituaties produceert de bijnierschors meer van het hormoon cortisol (stresshormoon). Wanneer zwangere vrouwen gedurende langere tijd worden blootgesteld aan stress, wordt later bij hun kinderen vaak een verhoogd cortisolgehalte gemeten. Leg dat uit.
- c De erfelijke informatie in de genen is vastgelegd in de nucleotidevolgorde van het DNA. Veranderingen in deze volgorde zijn onomkeerbaar. Epigenetisch verworven eigenschappen kunnen wel veranderen door invloeden van buitenaf. Toch is er een belangrijke overeenkomst tussen genen en epigenetisch verworven eigenschappen. Welke overeenkomst is dat?
- d Eeneiige tweelingen zijn genetisch identiek. Verklaar waarom één persoon van een eeneiige tweeling soms een bepaalde aandoening heeft, zoals schizofrenie, en de andere niet. Maak gebruik van de informatie in afbeelding 58.
- 37 Sommige hormonen beïnvloeden cellen door genregulatie. In afbeelding 59.1 zie je de reeks van processen die volgen op de vorming van een hormoonreceptorcomplex.
- a Geef een korte beschrijving van de vier processen of de naam van de vier processen.
- b Geef een korte beschrijving van proces 1, 2 en 3 in afbeelding 59.2.

▼ **Afb. 59** Transcriptie bij eukaryoten (schematisch).

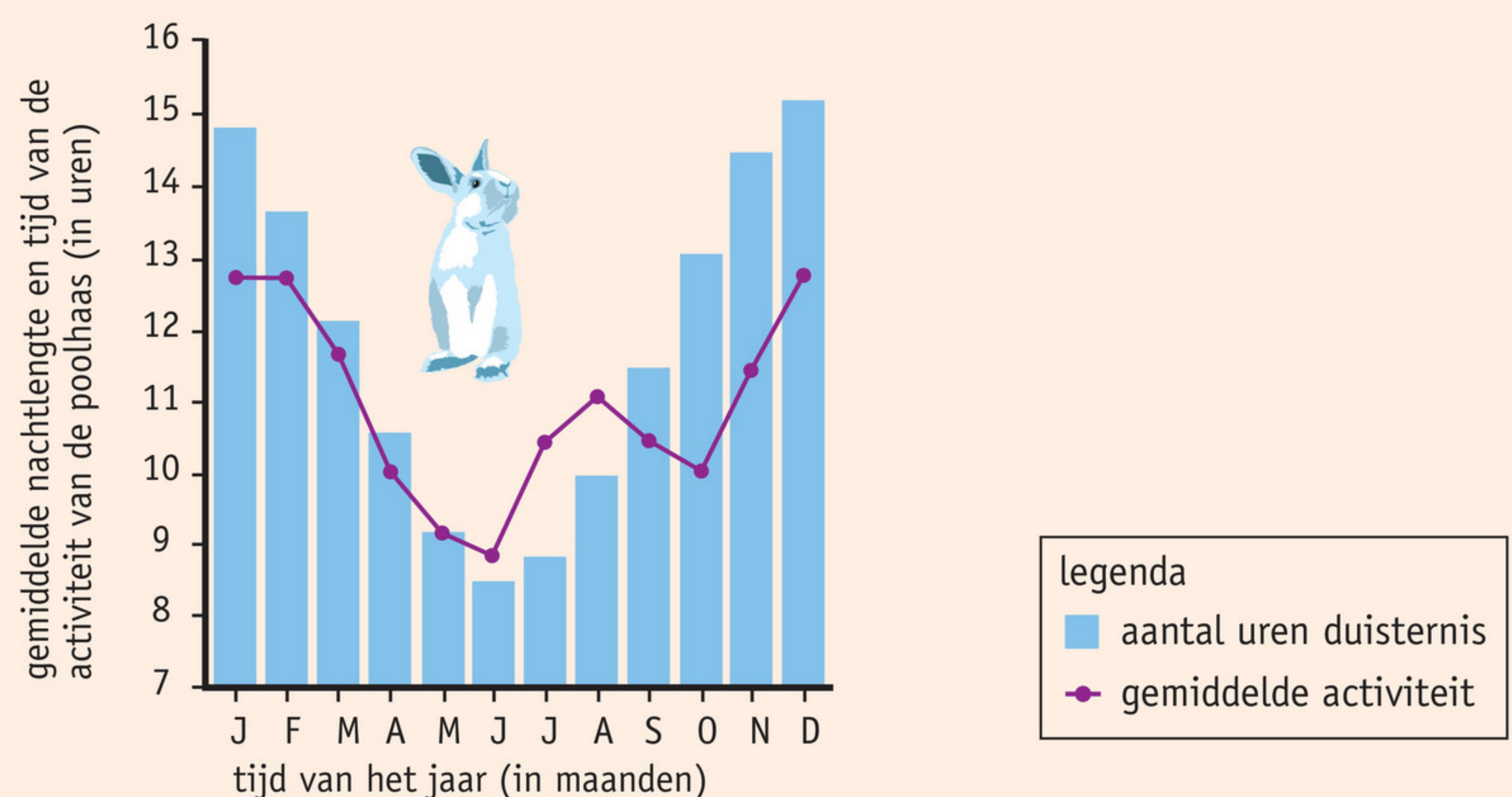


Verandering van vachtkleur

Ijsberen en sneeuwuielen hebben het hele jaar door een witte vacht. Poolhazen, hermelijnen, lemmingen en poolvossen hebben een witte wintervacht en een bruine zomervacht. Deze pooldieren hebben genen die ervoor zorgen dat de vachtkleur wordt aangepast aan het seizoen en dat gebeurt onder invloed van de hoeveelheid licht.

Behalve staafjes en kegeltjes bevat het netvlies bij zoogdieren lichtreceptoren met het lichtgevoelige pigment melanopsine. Door licht wordt melanopsine in de lichtreceptoren afgebroken en ontstaan impulsen die door neuronen worden doorgegeven aan cellen in de hypothalamus. Deze cellen maken het hormoon melatonine aan dat de productie van het pigment melanine in de vacht stimuleert.

► **Afb. 6o** De relatie tussen duisternis en activiteit van de poolhaas.



opdracht

- 38 Bekijk in afbeelding 6o wanneer een poolhaas de meeste activiteit vertoont.
- Welke conclusie kun je hieruit trekken over de leefwijze van een poolhaas?
 - Een melanocyt is een bepaald type huidcel. Wanneer melatonine bindt aan een receptor in het membraan van een melanocyt, wordt een cascade van reacties in gang gezet waardoor het tyrosinase gen tot expressie komt. Tyrosinase zet vervolgens het aminozuur tyrosine in het cytoplasma om in dopaquinone. Afhankelijk van de genetische instructies van een organisme wordt dan een zwart pigment (eumelanine) of rood pigment (feomelanine) geproduceerd. Leg uit hoe een witte vacht bij poolhazen in de winter ontstaat.
 - Spelen second messengers een rol in de signaalcascade voor de productie van melanine? Leg je antwoord uit.
 - Voor een wetenschappelijk onderzoek werd de genexpressie van 14 568 genen in een witte vacht van de poolhaas vergeleken met de genexpressie van deze genen in een bruine vacht. In een witte vacht komen 480 genen meer tot expressie en 259 genen minder. Hoe kun je meten of en hoe vaak er transcriptie heeft plaatsgevonden langs deze genen?
 - De opwarming van de aarde kan de overlevingskansen van de poolhaas verkleinen. Leg dat uit.



Leerdoel

- Je kunt de verschillende typen en uitwerkingen van mutaties beschrijven.

6 Genetische variatie

Mutaties kunnen de gewoonten van een organisme sterk veranderen. Zo hebben panda's door een mutatie hun smaak voor vlees verloren en zijn ze bamboe gaan eten. Maar wat verdween er eerst: het vlees of de smaak voor vlees?

MUTATIES

Tijdens de replicatie van DNA ontstaan regelmatig fouten, waardoor een verandering in de nucleotidevolgorde ontstaat. Ook kunnen de chromosomen van één paar tijdens de meiose stukken DNA uitwisselen. Of ze gaan niet uit elkaar waardoor een geslachtscel een chromosoom te weinig bevat of een chromosoom te veel. Dit soort veranderingen in het DNA van een cel noem je **mutaties**.

Er zijn verschillende typen mutaties. Zo kan het aantal nucleotiden dat betrokken is bij mutaties verschillen. Het kan gaan om één nucleotidepaar, enkele nucleotideparen, een lange sequentie van DNA of een heel chromosoom. Bij sommige mutaties is er sprake van vervanging van nucleotiden door andere nucleotiden. Dit heet **substitutie**. Bij andere mutaties worden nucleotiden uit het DNA verwijderd (**deletie**) of worden nucleotiden aan het DNA toegevoegd (**insertie**).

Veel mutaties hebben afwijkingen tot gevolg en kunnen voor een individu nadelig zijn. Maar door mutaties neemt ook de genetische variatie in de nakomelingen toe. Hierdoor kan de overlevingskans van een populatie toenemen en heeft een populatie er voordeel van.

PUNTMUTATIES

Een **puntmutatie** is een verandering in één nucleotidepaar. Dit kan een substitutie zijn waarbij een nucleotidepaar wordt vervangen door een ander nucleotidepaar. Het kan ook een insertie of een deletie van een nucleotidepaar zijn.

opdrachten

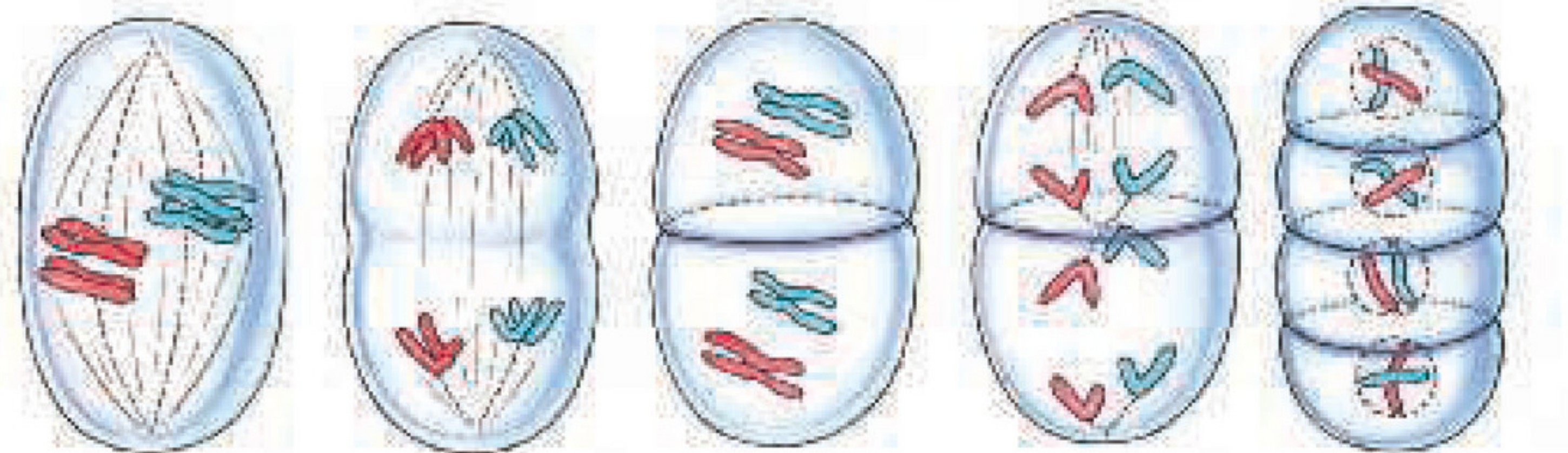
- 39** In het DNA-molecuul van afbeelding 61.1 vindt substitutie van een nucleotide plaats (zie de gele arcering in afbeelding 61.2).
- Wat wordt het nucleotide in de coderende streng?
 - Wat wordt de nucleotidesequentie van het codon?
 - Voor welk aminozuur codeert dit codon?
 - Wat gebeurt er met de nucleotidesequentie van de andere codons in het mRNA?
 - In het DNA-molecuul van afbeelding 61.3 vindt een andere substitutie van een nucleotide plaats.
Wat wordt het nucleotide in de template-streng?
 - Wat wordt de nucleotidesequentie van het codon?
 - Voor welk aminozuur codeert dit codon?
 - Wat gebeurt er met de nucleotidesequentie van de andere codons in het mRNA?
- 40** In het DNA-molecuul van afbeelding 61.4 vindt een deletie van een nucleotide plaats.
- Wat gebeurt er met de nucleotidesequentie van het DNA?
 - Wat gebeurt er met de nucleotidesequentie van de codons in het mRNA?
 - Voor welke aminozuren coderen de codons na de mutatie achtereenvolgens?

GENOOMMUTATIES

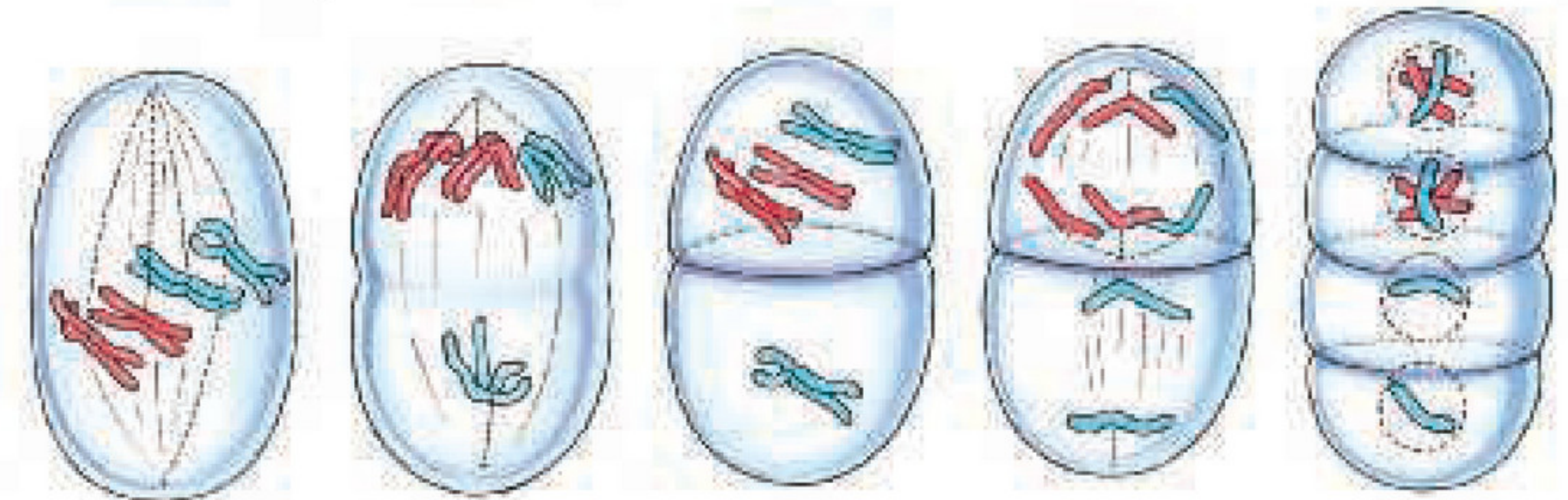
Bij **genoommutaties** verandert het aantal chromosomen in een cel.

Genoommutaties kunnen optreden doordat tijdens meiose I een paar homologe chromosomen bij elkaar blijft. Beide chromosomen gaan naar dezelfde pool en komen samen in een van de dochtercellen terecht. Dit heet **non-disjunctie** (zie afbeelding 62.2). Ook tijdens meiose II kan non-disjunctie optreden. In dat geval gaan de beide chromatiden van een chromosoom niet uit elkaar (zie afbeelding 62.3). Door non-disjunctie ontstaan geslachtscellen waarin één chromosoom dubbel voorkomt en geslachtscellen waarin één chromosoom ontbreekt.

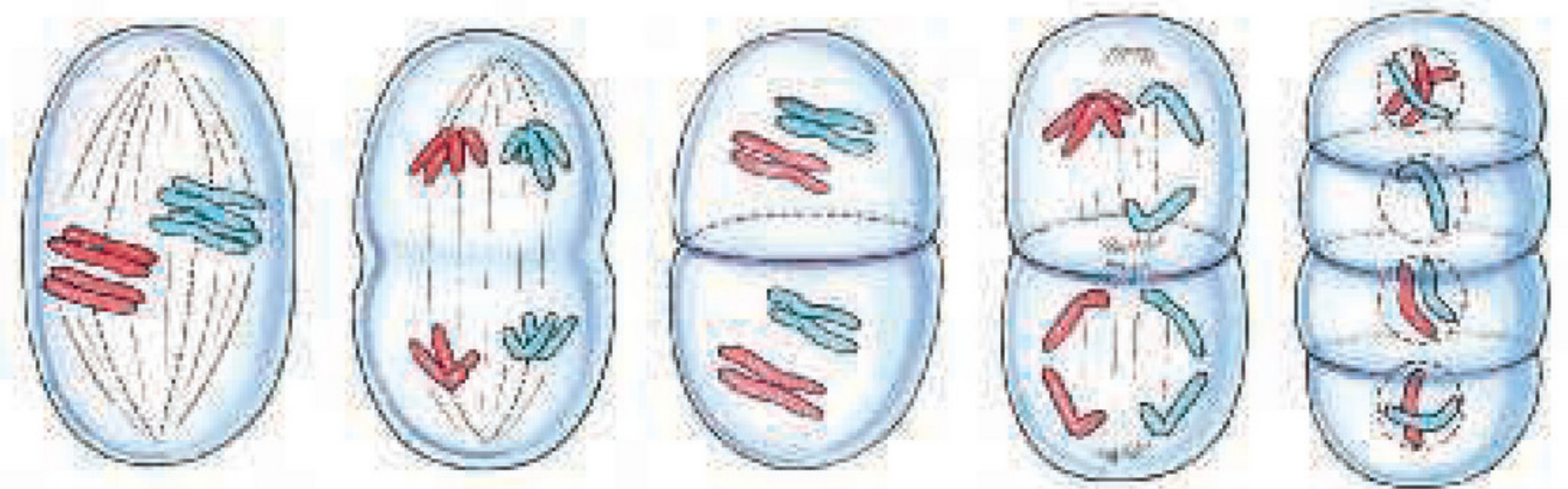
► **Afb. 62** Meiose (er zijn steeds maar twee chromosomen getekend).



1 normaal verloop



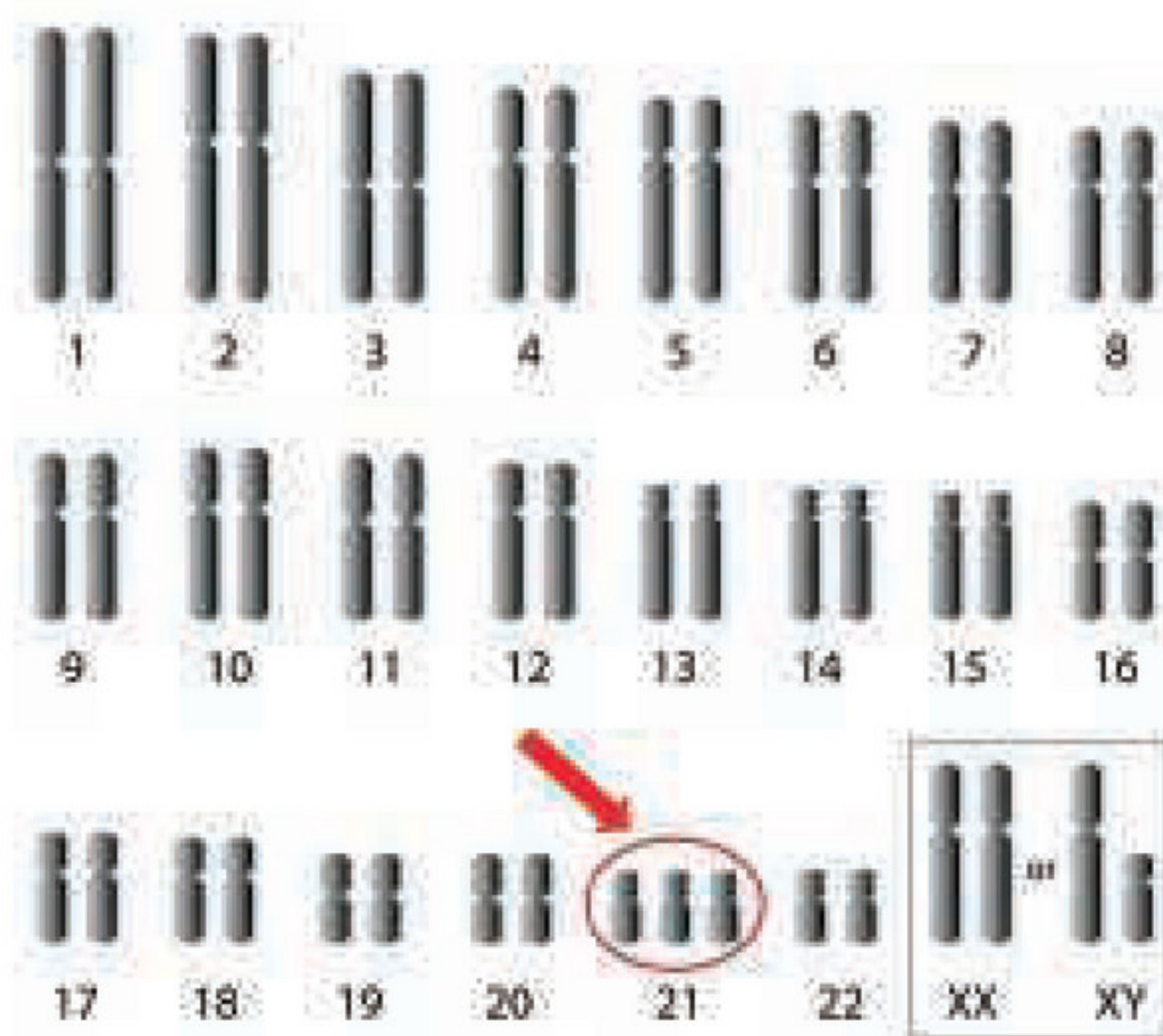
2 non-disjunctie tijdens meiose I



3 non-disjunctie tijdens meiose II

Na bevruchting met een geslachtscel met een afwijkend chromosomenaantal ontstaat een zygote met één chromosoom te veel of één chromosoom te weinig. Meestal is de zygote dan niet levensvatbaar.

▼ **Afb. 63** Karyogram van een persoon met het syndroom van Down.



Bij het syndroom van Down komt het eenentwintigste chromosoom in drievoud voor in de celkern (zie afbeelding 63). Dit wordt ook wel aangeduid als **trisomie-21**. Het afwijkende chromosomenaantal veroorzaakt een kenmerkend uiterlijk en vaak een achterstand in de geestelijke ontwikkeling.

OORZAKEN VAN MUTATIES

Mutaties kunnen spontaan plaatsvinden, maar door blootstelling aan **mutagene straling** (zoals radioactieve straling, röntgenstraling of ultraviolette straling), **mutagene stoffen** (zoals stoffen in sigarettenrook en asbest) of aan virussen, komen ze vaker voor. Deze mutagene invloeden verhogen de frequentie waarmee mutaties plaatsvinden.

HET DNA-REPAIRSYSTEEM

In een celkern zijn continu enzymen werkzaam die beschadigingen opsporen en repareren. Ze zijn onderdeel van het **DNA-repairsysteem**. Tijdens de DNA-replicatie worden verkeerd ingebouwde of kapotte nucleotiden in een DNA-streng opgemerkt door het enzym DNA-polymerase. Deze nucleotiden worden uit de DNA-streng geknipt door het enzym **nuclease**. Vervolgens zorgt DNA-polymerase ervoor dat de juiste nucleotiden worden ingebouwd. Het uiteinde van het nieuwe stukje DNA wordt door ligase vastgeplakt aan het oude DNA.

Doordat wijzigingen in het DNA onmiddellijk worden gecorrigeerd, zijn de meeste tijdelijk. Maar als DNA-replicatie plaatsvindt voordat de reparerende enzymen hun werk hebben voltooid, zullen de dochtercellen dezelfde DNA-schade hebben. Daarom zorgt het **suppressorgen** ervoor dat de celcyclus stil komt te liggen. Door expressie van het suppressorgen worden eiwitten gemaakt die voorkomen dat een cel zich deelt voordat de DNA-reparatie is afgerond en kan eerst de schade worden hersteld. De eiwitten zorgen er ook voor dat een cel met te veel of onherstelbare DNA-schade overgaat tot apoptose.

DE EFFECTEN VAN MUTATIES

Afhankelijk van het effect dat mutaties hebben, kunnen ze neutraal, negatief of positief zijn. Neutrale mutaties veranderen het genotype maar hebben geen invloed op het fenotype. Negatieve en positieve mutaties hebben wel invloed op het fenotype. Een mutatie treedt op in één van de twee homologe chromosomen. Het andere chromosoom bevat dus nog een intact allel en codeert nog voor een ongewijzigd, werkzaam eiwit. De meeste allelen met een mutatie zijn daardoor recessief.

Sommige mutaties hebben tot gevolg dat het eiwit waarvoor het gemuteerde gen codeert, een ander aminozuur bevat dan het oorspronkelijke eiwit. Dit hoeft nog geen merkbare gevolgen te hebben, bijvoorbeeld doordat de werking van het eiwit niet verandert.

Het effect van mutaties hangt af van het type cel waarin de mutatie plaatsvindt en van de aard van de mutatie. Wanneer een mutatie optreedt in een cel waaruit een nakomeling ontstaat, bijvoorbeeld een geslachtscel, kan dat grote gevolgen hebben. Alle cellen van de nakomeling bevatten dan deze mutatie.

Het effect van mutaties in lichaamscellen is vaak gering en deze mutaties zijn bovendien niet erfelijk. Mutaties in lichaamscellen kunnen echter ook leiden tot kanker.

HET ONTSTAAN VAN KANKER

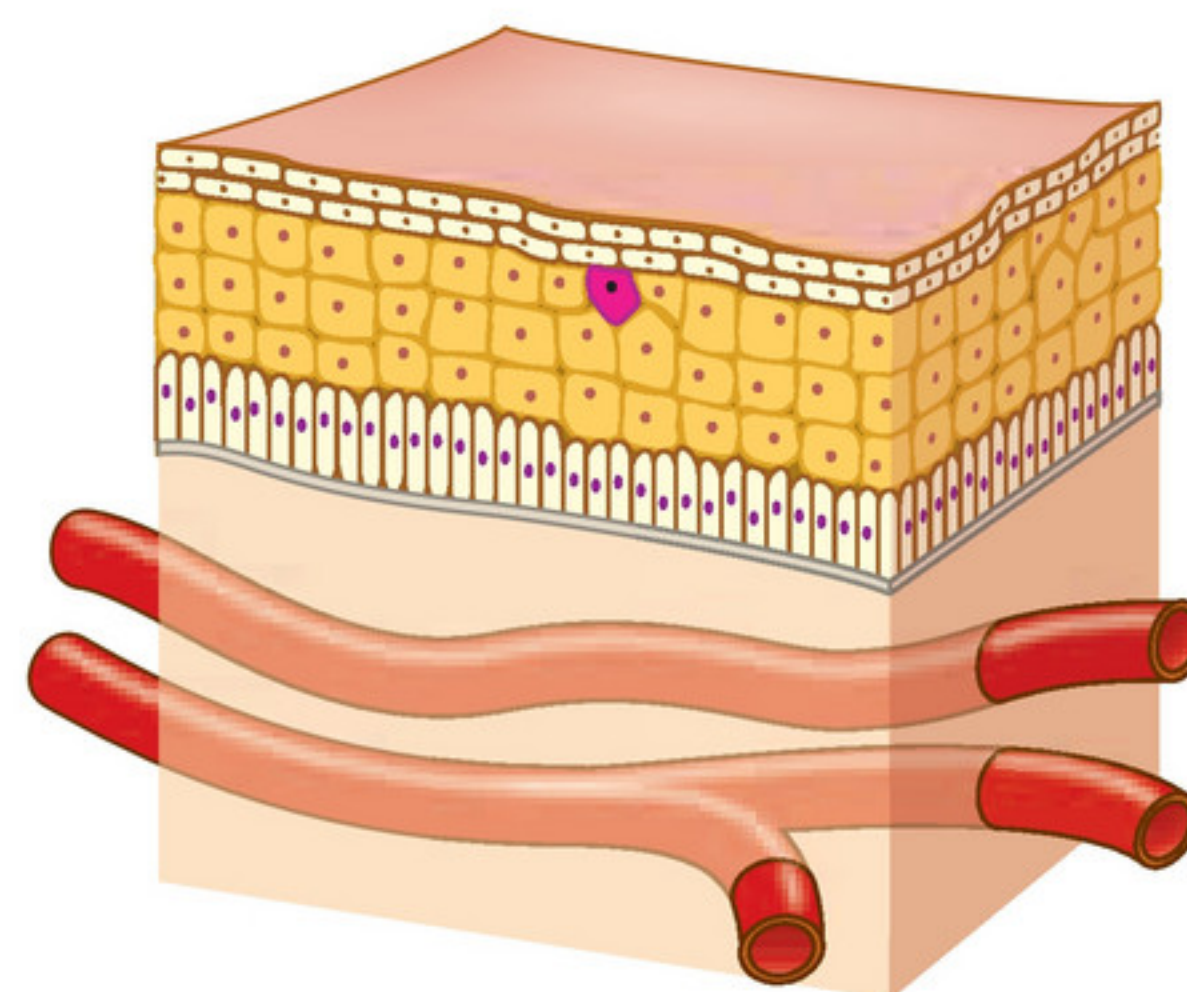
Suppressorgenen en proto-oncogenen reguleren de celdeling van lichaamscellen. Door een mutatie in een suppressorgen is er geen rem meer op de celcyclus waardoor schade aan het DNA niet meer wordt hersteld voordat de cel zich deelt. De dochtercellen hebben dan dezelfde DNA-schade. En cellen met te veel of onherstelbare DNA-schade zullen niet meer overgaan tot apoptose. Zo komen er steeds meer cellen met DNA-schade bij en het DNA in deze cellen zal bovendien steeds verder beschadigd raken.

Proto-oncogenen coderen voor eiwitten die de celgroei en de celdifferentiatie stimuleren. Ze zijn vooral actief tijdens de embryonale ontwikkeling. Door een mutatie of door toename van de genexpressie kan een proto-oncogen veranderen in een **oncogen**. De extra genactiviteit van het oncogen leidt tot het abnormaal snel groeien en delen van de cel. Wanneer een suppressorgen er niet voor zorgt dat de cel overgaat tot apoptose, kan een gezwel (**tumor**) ontstaan.

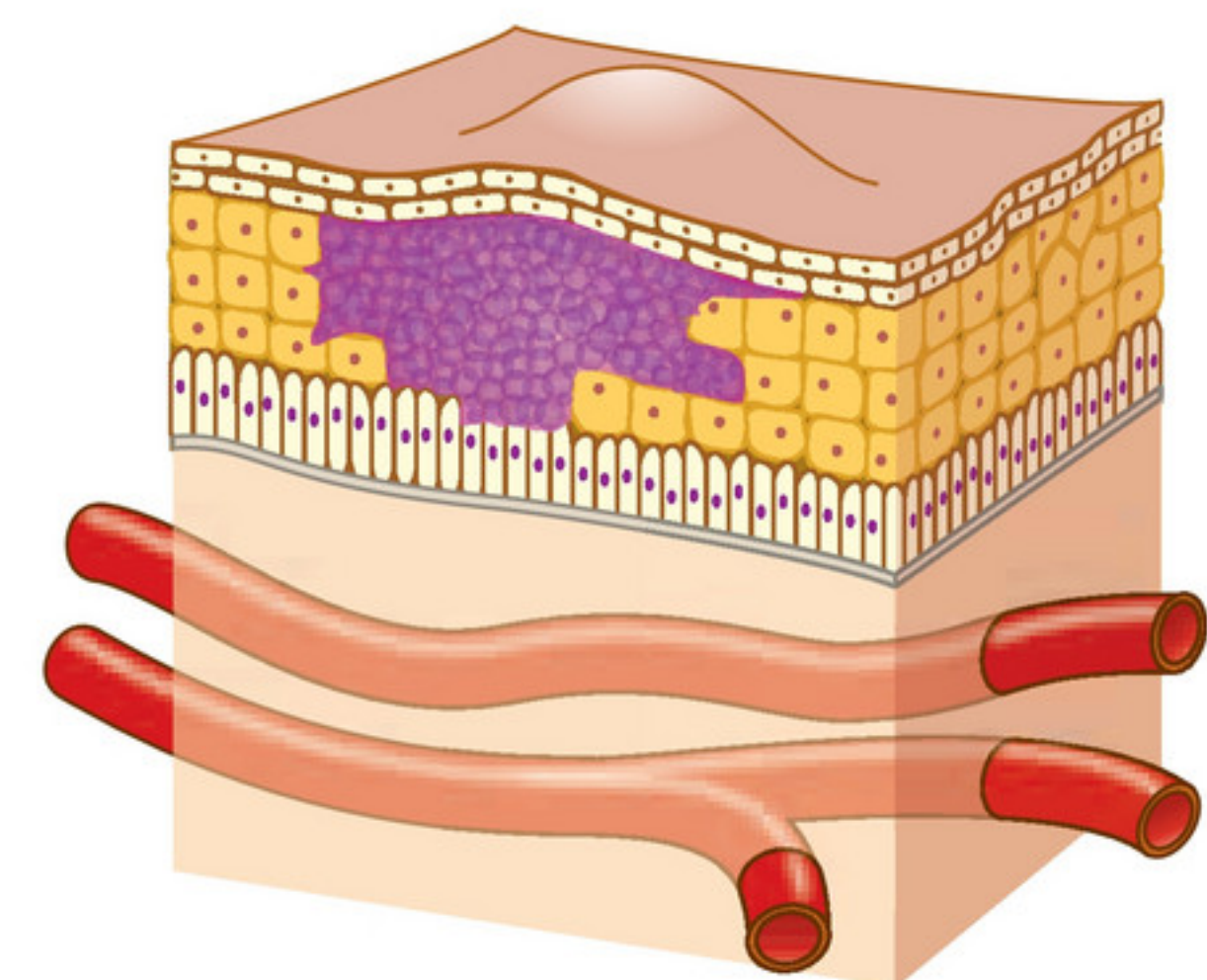
Sommige tumoren groeien langzaam. Wanneer zo'n tumor de bouw van het weefsel niet verstoort en er geen cellen loslaten die elders uitzaaiingen veroorzaken, noem je een tumor **goedaardig**. Als een goedaardige tumor klachten veroorzaakt, kan hij operatief worden verwijderd. Gewoonlijk komt de tumor daarna niet meer terug en is de patiënt genezen.

Bij kanker ontstaan **kwaadaardige tumoren**. Door mutaties is de cel ongevoelig geworden voor stoffen die de celdeling remmen. De delingssnelheid van de cellen is hierdoor bij een kwaadaardige tumor veel hoger dan bij een goedaardige tumor. De cellen hebben een afwijkende vorm en kunnen niet goed functioneren. Ook verstoren ze de bouw van de weefsels en worden er bloedvaten aangelegd naar de tumor om deze te voorzien van zuurstof en voedingsstoffen (zie afbeelding 64). Het eerste gezwel dat bij kanker ontstaat, noem je een primaire tumor. Wanneer cellen van de primaire tumor loslaten, komen ze via het bloed of de lymfe in andere organen terecht. Hier kunnen ze uitgroeien tot secundaire tumoren. De uitzaaiing van tumoren naar andere lichaamsdelen heet **metastase**.

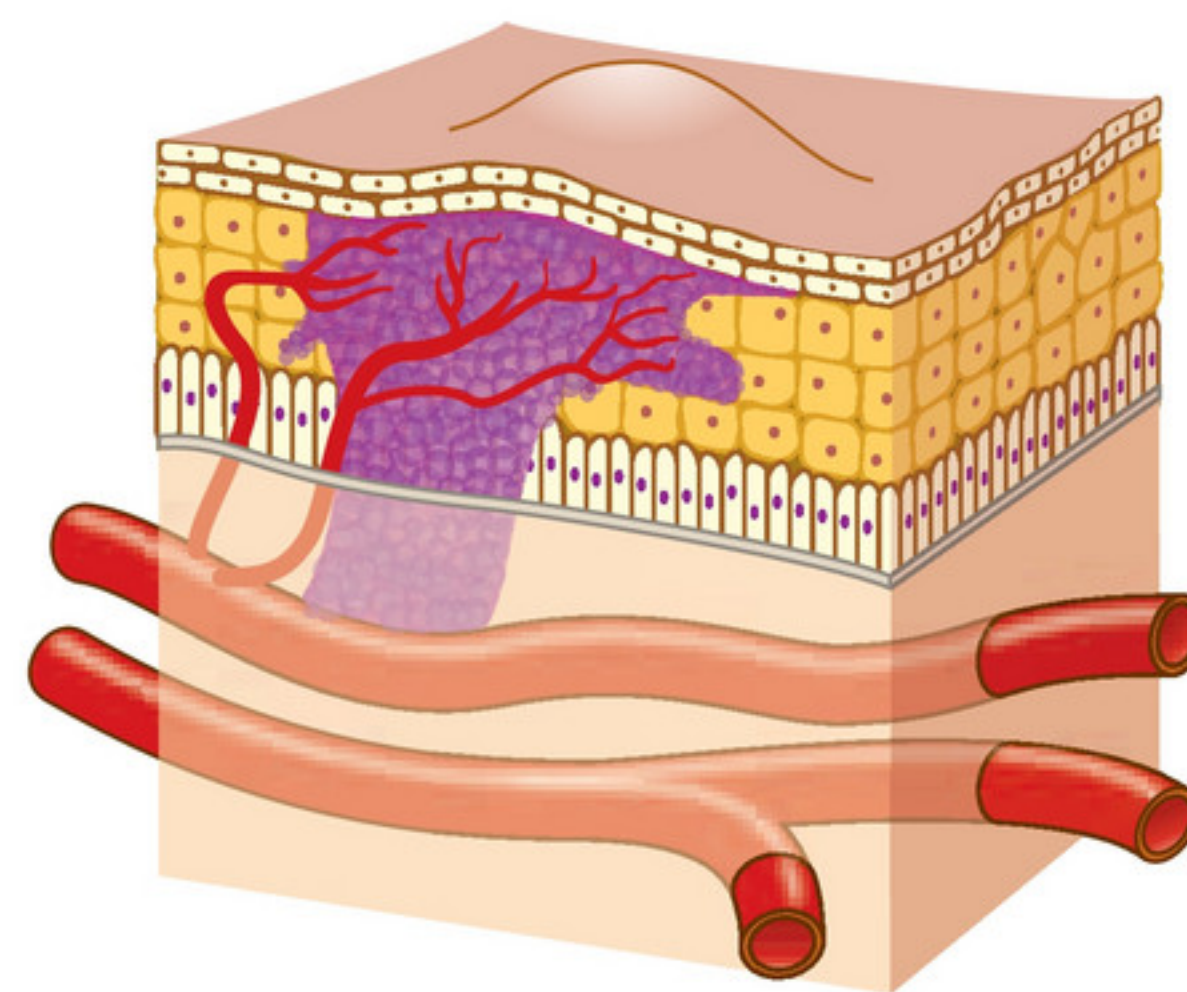
► **Afb. 64** Het ontstaan van kanker.



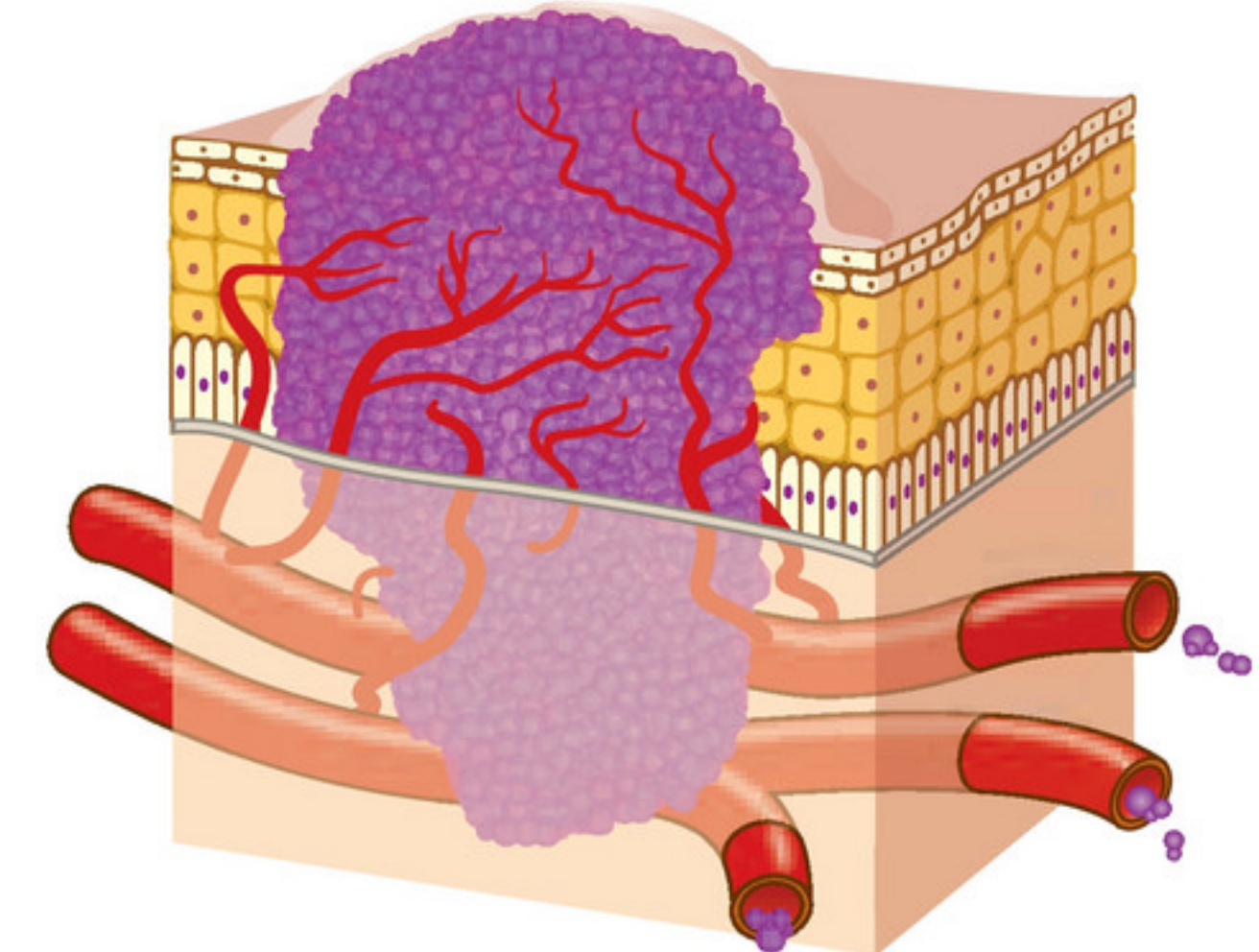
1 Bij één cel zijn mutaties opgetreden, waardoor de cel een tumorcel wordt.



2 De tumorcel deelt zich ongeremd.



3 Er is een primaire tumor ontstaan, waar bloedvaten naartoe zijn gegroeid.



4 Er vindt metastase plaats.

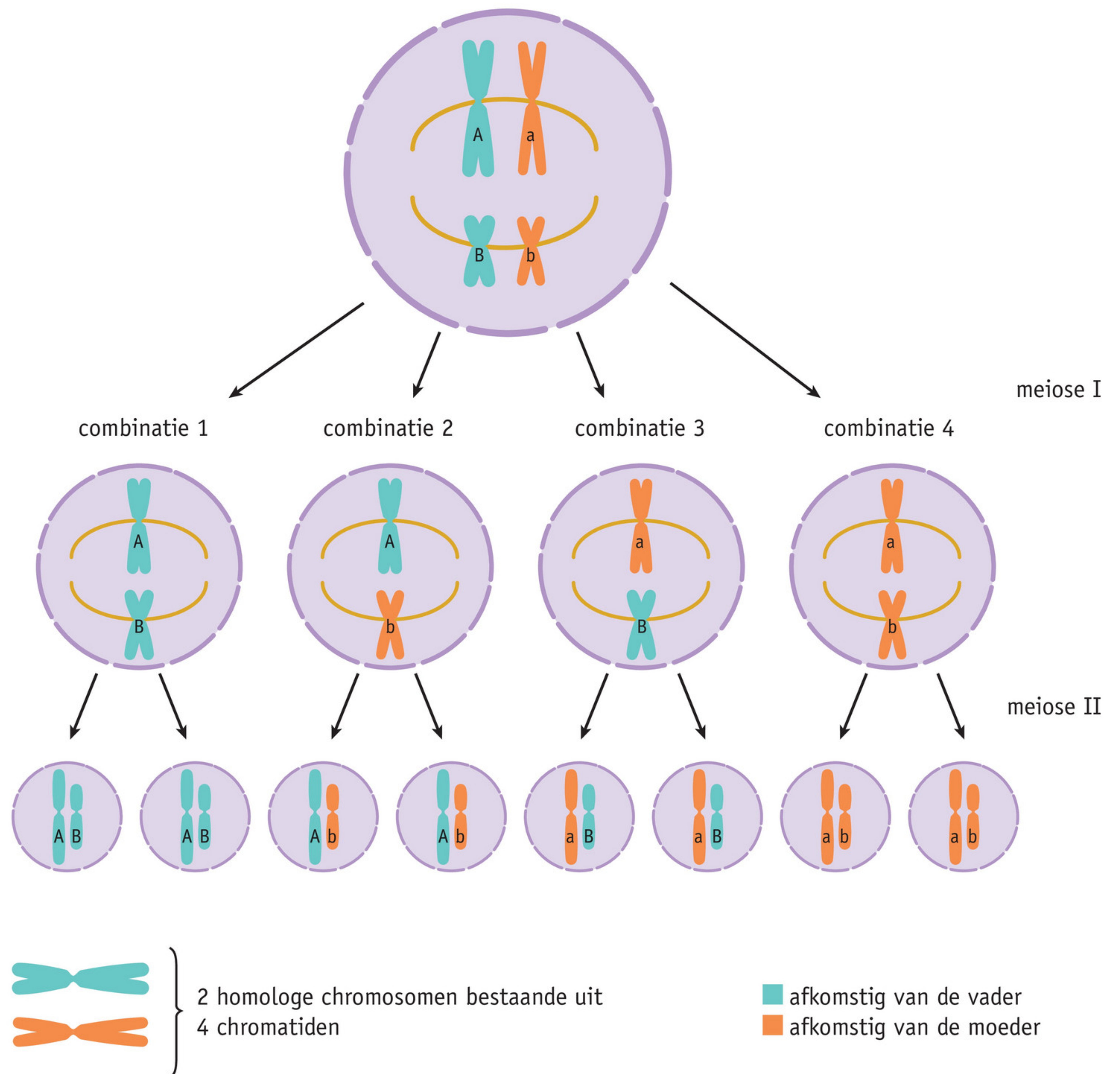
opdrachten

- 43** Het syndroom van Turner is een chromosomale afwijking waarbij vrouwen een X-chromosoom missen.
Vrouwen met het syndroom worden niet langer dan anderhalve meter, hebben gezwollen handen en voeten, een brede borstkas en hals, ver uit elkaar staande tepels en hebben last van hart- en nierproblemen. De voortplantingsorganen ontwikkelen zich alleen wanneer hormonen worden toegediend.
- a** Wat voor type mutatie is opgetreden bij mensen met het syndroom van Turner?
 - b** Leg uit hoe de mutatie ontstaat en hoe een vrouw hierdoor een X-chromosoom kan missen.
- 44** Bij geringe celschade komt bij eukaryoten het suppressorgen p53 tot expressie. Het p53-eiwit dat daardoor wordt gemaakt, regelt de transcriptie en translatie van het p21-gen. Dit gen is verantwoordelijk voor de aanmaak van het p21-eiwit dat een binding aangaat met een eiwit dat normaal gesproken aanzet tot mitose. Dit eiwit wordt daardoor inactief. Hierdoor stopt de celdeling in de G1-fase zodat het DNA eerst kan worden hersteld. Wanneer de schade te groot is, zet het p53-eiwit de cel aan tot apoptose. Het p53-eiwit regelt de transcriptie en translatie van het p21-gen.
- a** Hoe noem je een eiwit dat een gen aanzet tot expressie?
 - b** Normaal gesproken veroorzaakt een mutatie in een proto-oncogen geen kanker.
Leg dit uit en geef aan welke rol het p53-eiwit hierbij heeft.
 - c** Kanker kan alleen ontstaan als er mutaties in meerdere genen hebben plaatsgevonden, vooral in de genen die betrokken zijn bij de regulering van de celdeling. Het blijkt dat bij 80% van alle vormen van kanker een mutatie in het p53-gen voorkomt. Het p53-eiwit wordt daarom het meest in verband gebracht met tumorvorming.
Hoe kan een mutatie in het p53-gen leiden tot tumorvorming?
 - d** Door mutatie wordt een p53-eiwit gesynthetiseerd dat zich verkeerd vouwt en daardoor zijn werk niet kan doen. Wetenschappers hebben een stof gevonden die ervoor zorgt dat het eiwit weer de juiste vorm aanneemt. Ze hopen hiermee een nieuwe therapie tegen kanker te kunnen ontwikkelen. Waarop is deze therapie gebaseerd?
 - e** Baarmoederhalskanker is een van de weinige vormen van kanker die bijna altijd wordt veroorzaakt door een virus. Dit virus heet het humaan papillomavirus (HPV) en beïnvloedt vooral de suppressorgenen p53 en pRb. Beide genen kunnen de celdeling onderdrukken.
Vrouwen die roken, hebben een grotere kans om baarmoederhalskanker te ontwikkelen. Leg dat uit.
- 45** Een primaire tumor kan operatief worden verwijderd of de tumorcellen kunnen (door radiotherapie) worden gedood. Na zo'n behandeling krijgt een patiënt vaak chemotherapie. Er worden dan stoffen aan de patiënt gegeven die de celdeling remmen.
- a** Leg uit met welke reden dit gebeurt.
 - b** Het hormoon oestrogeen kan de celdeling van borstcellen stimuleren. Bij sommige typen borstkanker bezitten de tumorcellen oestrogeenreceptoren. Leg uit waarom borstkankerpatiënten met dit type borstkanker medicijnen krijgen die aan de oestrogeenreceptoren binden.

RECOMBINATIE

Tijdens de meiose ontstaat genetische variatie door **recombinatie** van allelen. In afbeelding 65 is dat weergegeven voor de allelen A, a, B en b op twee chromosomenparen ($n = 2$). Tijdens de meiose kunnen de chromosomen zich op verschillende manieren rangschikken, die vier combinaties (2^2) van allelen opleveren in de geslachtscellen. Bij 23 chromosomenparen kunnen er dan $2^{23} = 8\,388\,608$ verschillende combinaties van allelen in geslachtscellen ontstaan.

► **Afb. 65** Recombinatie van allelen in geslachtscellen door meiose (schematisch voor twee chromosomenparen).



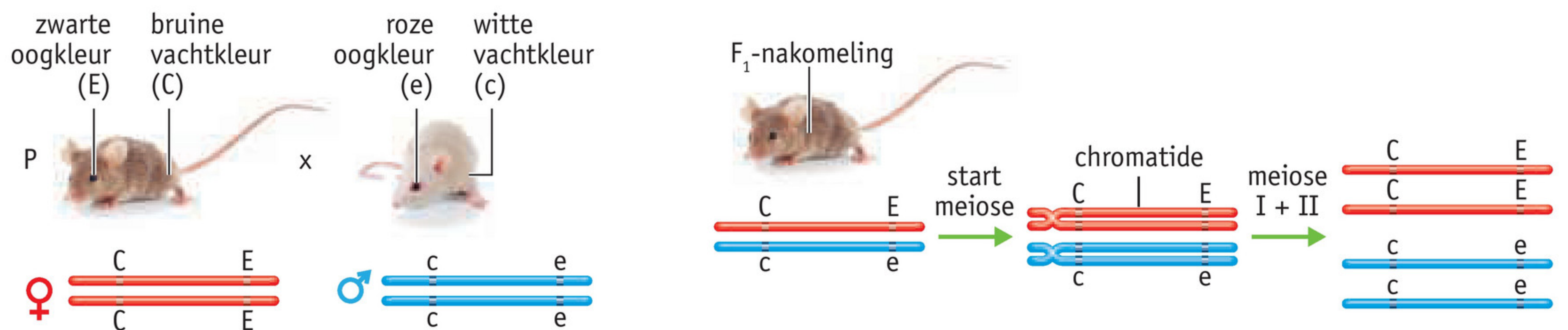
CROSSING-OVER

Tijdens de meiose kunnen delen van een chromosoom afbreken en zich aan een ander chromosoom hechten. Dit wordt ook wel een chromosoommutatie genoemd. Gekoppelde allelen worden gezamenlijk doorgegeven aan de nakomelingen maar soms wordt de koppeling verbroken. Het is ook mogelijk dat delen van chromosomen worden uitgewisseld tussen homologe chromosomen. Dit heet **crossing-over**.

Homologe chromosomen hebben elk een unieke combinatie van allelen (het **haplotype**). Aan het begin van meiose I komen homologe chromosomen bij elkaar te liggen. Wanneer ze spiraliseren, kunnen de chromatiden van twee homologe chromosomen in elkaar verstrengeld raken. Er kunnen dan breuken ontstaan in de DNA-moleculen van de chromatiden. Als de breuken niet worden hersteld, kan crossing-over optreden waarbij een afgebroken chromosoomdeel zich hecht aan het andere chromosoom van het chromosomenpaar (zie afbeelding 66). Eén chromosoom kan daardoor allelen van twee verschillende ouders bevatten. Zo ontstaan nieuwe haplotypen. Daardoor versterkt crossing-over het effect van recombinatie tijdens de meiose. Er ontstaan geslachtscellen met een nieuwe combinatie van allelen in de chromosomen, waardoor een grotere verscheidenheid aan genotypen binnen een populatie ontstaat.

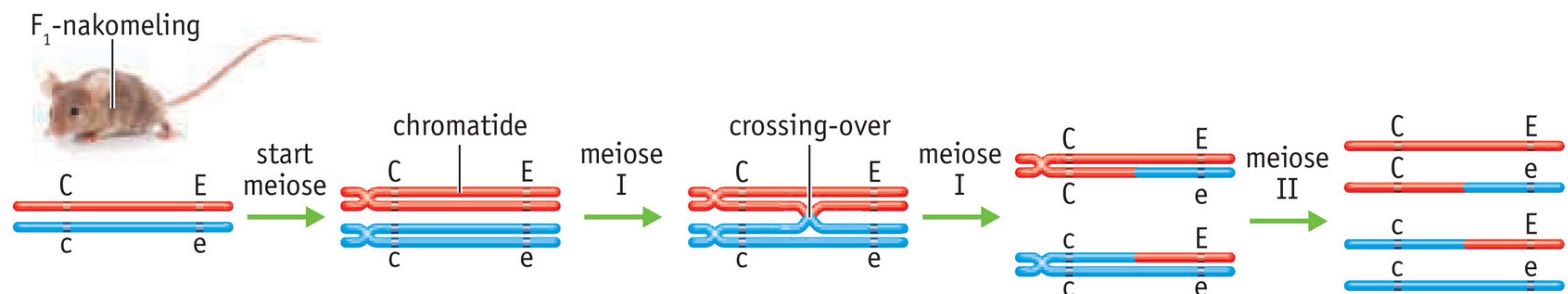
Crossing-over kan in een chromosoom op elke willekeurige plaats optreden. Hoe groter de afstand tussen twee allelen in hetzelfde chromosoom is, hoe groter de kans op het ontstaan van breuken waardoor allelen door crossing-over worden gescheiden.

▼ **Afb. 66** Hoe crossing-over recombinatie tijdens de meiose versterkt.



1 Oudergeneratie (P): de genen voor oogkleur en vachtkleur liggen op hetzelfde chromosoom (gekoppelde genen).

2a Een F₁-nakomeling vormt geslachtscellen waarbij geen crossing-over optreedt: twee verschillende genotypen (CE en ce) zijn mogelijk in de geslachtscellen.



2b Een F₁-nakomeling vormt geslachtscellen waarbij crossing-over optreedt: vier verschillende genotypen (CE, Ce, cE en ce) zijn mogelijk in de geslachtscellen.

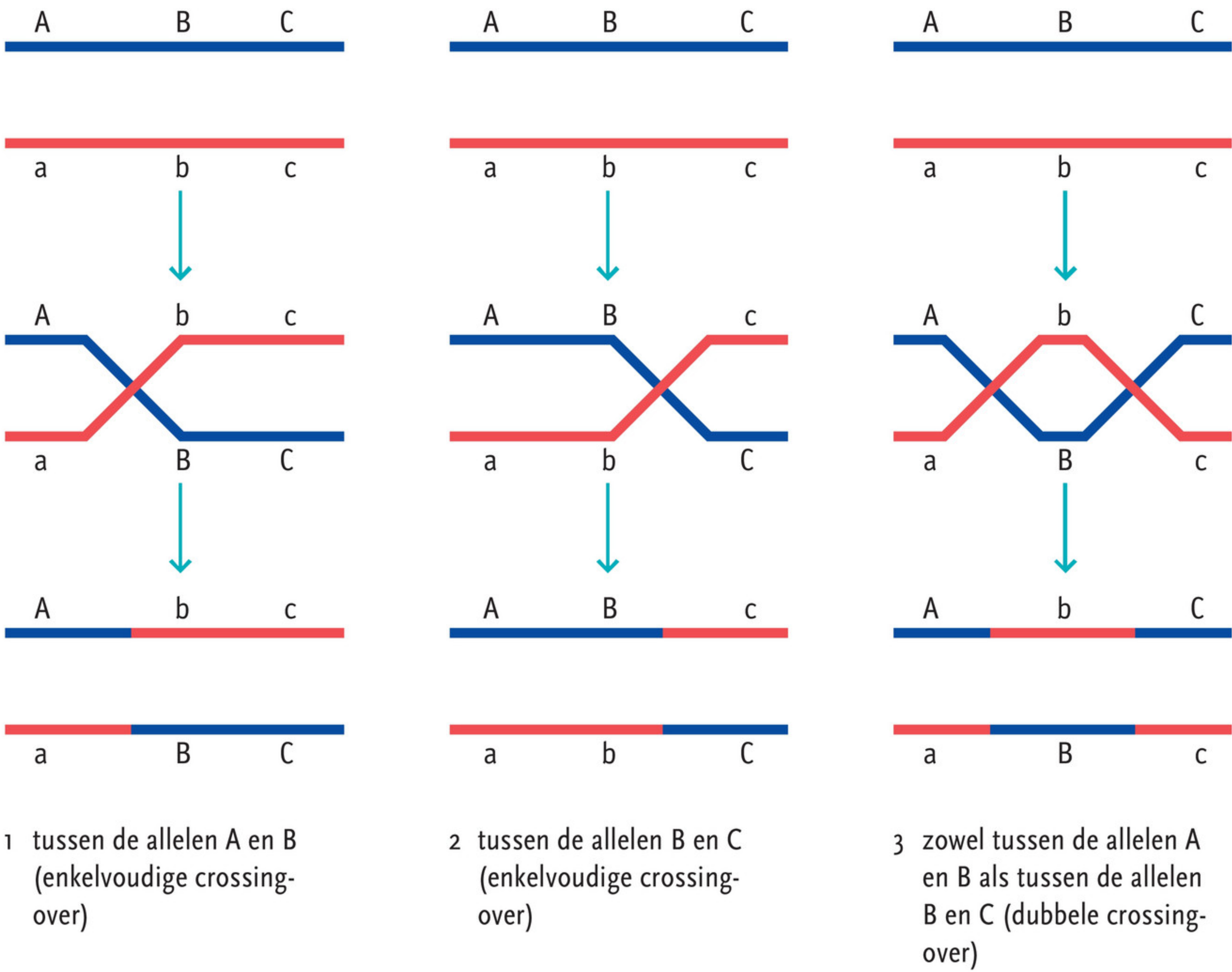
opdracht

46 In afbeelding 67 zie je een voorbeeld van enkelvoudige crossing-over en van dubbele crossing-over bij maïs.
Bij maïs is er koppeling tussen de volgende genen met bijbehorende allelen: P + p, Q + q en R + r. Bij kruisingsproeven treedt enkelvoudige en dubbele crossing-over op. De allelencombinatie in de geslachtscellen van individuen met het genotype PpQqRr en hun frequentie bij een totaal van duizend is weergegeven in het volgende overzicht.

PQR	6	PQr	85	pQR	56	PqR	345
pqr	9	pqR	83	Pqr	61	pQr	355

- a Welke combinaties van allelen zijn gekoppeld? Leg je antwoord uit.
- b Welke allelencombinaties zijn ontstaan door dubbele crossing-over? Leg je antwoord uit.
- c Hoe groot is de kans op enkelvoudige crossing-over bij het vormen van geslachtscellen? Noteer je berekening.
- d Hoe groot is de kans op dubbele crossing-over bij het vormen van geslachtscellen? Noteer je berekening.
- e Leg uit dat in dit geval door crossing-over de genetische variatie in deze populatie maïsplanten toeneemt, door aan te geven hoeveel nieuwe haplotypen zijn ontstaan.

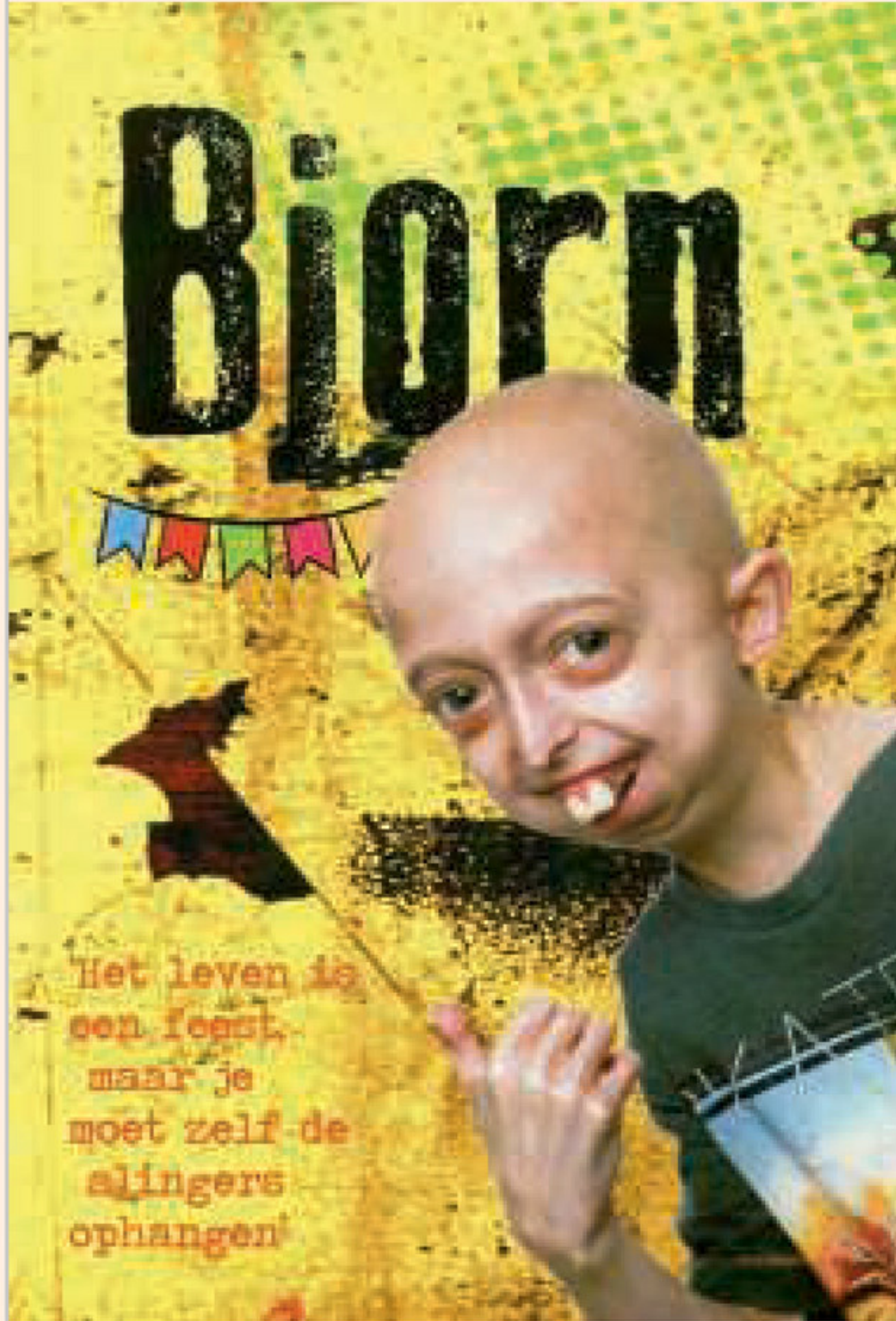
Afb. 67 Crossing-over (schematisch).



CONTEXT

Leefwereld

▼ Afb. 68 Bjorn.



Progeria

Het leven is een feest, maar je moet zelf de slingers ophangen is een boek van Bjorn Nabuurs en Sjaak van Moorsel. Het boek gaat over Bjorn. Bjorn (2002) is een optimistische jongen die alles wil meemaken in het leven en het uiterste wil bereiken. Bjorn heeft de zeldzame verouderingsziekte progeria. Doordat hij weet dat zijn leven waarschijnlijk korter is dan het leven van zijn leeftijdgenoten, wil hij er alles uithalen.

De klassieke vorm van progeria wordt veroorzaakt door een puntmutatie in het LMNA-gen in een van de homologe chromosomen van paar 1. Normaal codeert het LMNA-gen voor het eiwit prelamine A dat zorgt voor een netwerk van draden dat stevigheid geeft aan het celkernmembraan en nodig is bij de celdeling. Het kortere, afwijkende eiwit dat bij progeria ontstaat, heet progerin. Door dit eiwit is het kernmembraan minder stevig en heeft het niet zijn normale vorm.

Elk kalenderjaar wordt Bjorn ongeveer acht tot tien levensjaren ouder. Hij heeft verouderingssymptomen die normaal gesproken alleen voorkomen bij ouderen. Kinderen met progeria worden gemiddeld 13 jaar oud. Doordat ze bijvoorbeeld slechte bloedvaten hebben, kunnen ze al vroeg een hartinfarct of een beroerte krijgen. Ze hebben een normale intelligentie en er treedt geen dementie op.

opdracht

- 47 Alle cellen van een kind met klassieke progeria bevatten het gemuteerde allel.
- Op welk moment zal de mutatie van deze vorm van progeria waarschijnlijk zijn ontstaan?
 - Klassieke progeria wordt veroorzaakt door een puntmutatie. Is deze mutatie dominant of recessief? Leg je antwoord uit.
 - Het afwijkende eiwit dat bij klassieke progeria ontstaat, is korter. Leg uit waarom het afwijkende eiwit door de puntmutatie korter is.
 - Waardoor wordt klassieke progeria niet doorgegeven aan nakomelingen?
 - Bjorn heeft een niet-klassieke vorm van progeria. Hij heeft een autosomaal recessief erfelijke vorm. Bij Bjorn functioneert prelamine A slecht. Het proces van veroudering gaat minder snel dan bij klassieke progeria. Leg uit op welke manier de niet-klassieke vorm van progeria bij Bjorn is veroorzaakt.

Leerdoel

- Je kunt verschillende technieken en toepassingen van biotechnologie beschrijven.

7 Biotechnologie

Wetenschappers kunnen de eigenschappen van organismen aanpassen door het DNA rechtstreeks te veranderen. Door bijvoorbeeld een stukje van het DNA bij muizen te vervangen door slangen-DNA, ontwikkelen muizen geen poten meer.

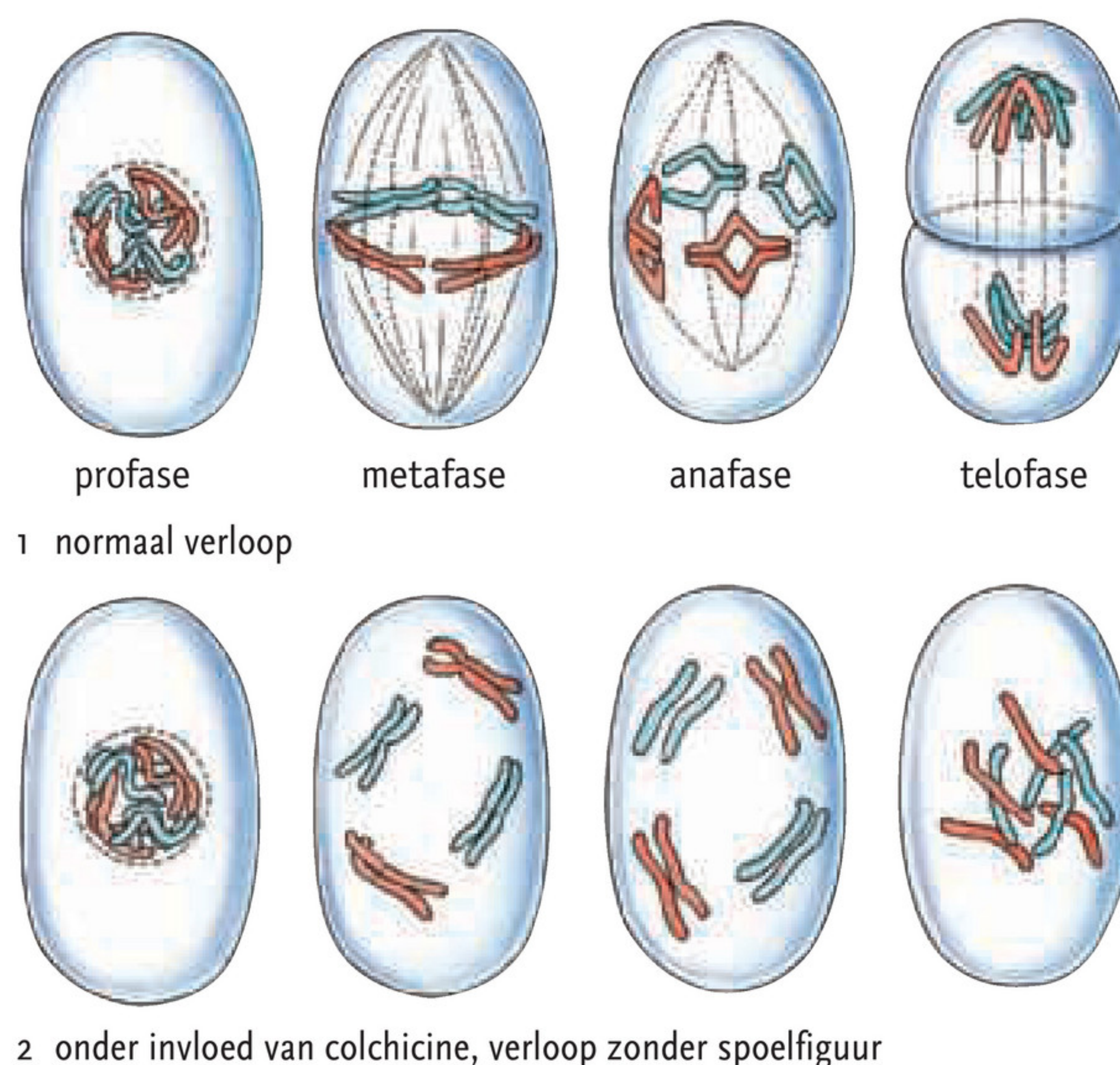
BIOTECHNOLOGIE

Biotechnologie is een verzamelnaam voor technieken waarbij organismen worden gebruikt om producten te maken voor de mens. Sommige technieken worden al eeuwenlang gebruikt. Zo wordt voor de productie van wijn, bier en brood gist gebruikt. Bij de productie van kaas worden enzymen (chymosine) uit de lebmaag van pasgeboren kalveren gebruikt. Melkzuurbacteriën spelen een rol bij de productie van zuurkool en yoghurt.

In de landbouw worden al eeuwen planten veredeld en dieren gefokt om ze aan te passen aan onze behoeften.

Bij veel cultuurgewassen is de opbrengst sterk vergroot door **polyploidie**. Polyploïde cellen kunnen ontstaan doordat er iets misgaat bij de mitose of meiose van een cel. Polyploïde cellen kunnen ook ontstaan door colchicine toe te voegen aan cellen. Deze stof zorgt ervoor dat bij de mitose de microtubuli van de spoelfiguur worden afgebroken. Daardoor splitsen de chromatiden van een chromosoom wel, maar deelt de cel zich niet (zie afbeelding 69). Er ontstaat dan een cel met een celkern waarin elk chromosomenpaar dubbel voorkomt (een tetraploïde cel = $4n$) of een polyploïde cel met een veelvoud van het normale aantal chromosomen.

- **Afb. 69** Mitose (er zijn slechts twee chromosomenparen getekend).

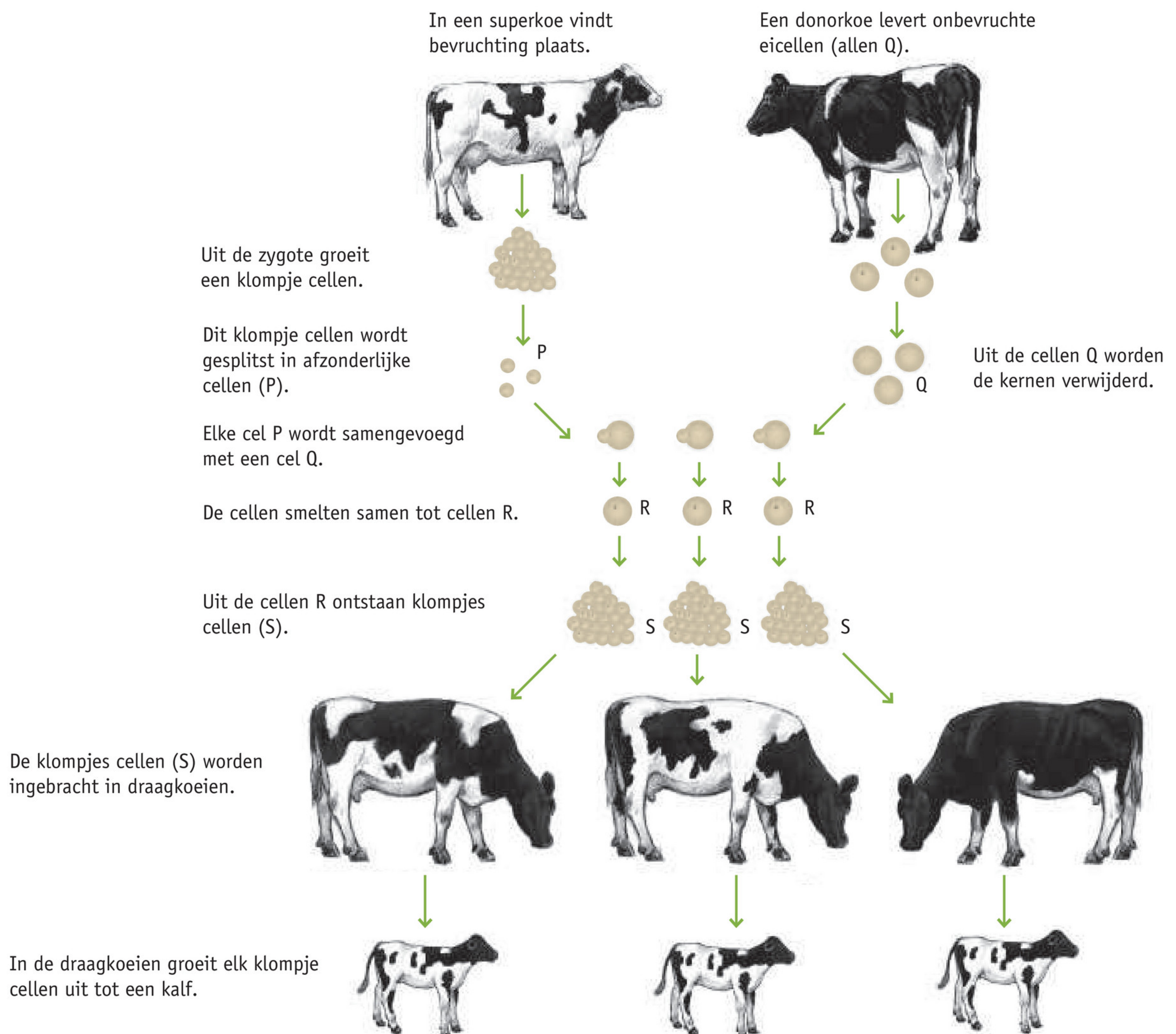


Een steeds groter deel van de werkzaamheden bij het kweken van planten en dieren wordt uitgevoerd in laboratoria. Stoffen van plantaardige herkomst, zoals geneesmiddelen, insecticiden en geur- en smaakstoffen, zijn steeds vaker afkomstig van planten die uit weefselkweken zijn gegroeid. Ook bij het fokken van dieren spelen laboratoriumtechnieken zoals ivf een belangrijke rol. Door toepassing van deze technieken in de veeteelt is het fokken goedkoper geworden en is de productiviteit van de dieren verhoogd.

KLONEN

Wanneer gewassen of dieren een gunstig genotype hebben, kan dat genotype worden doorgegeven aan nakomelingen door klonen. Bij klonen ontstaan er uit een organisme genetisch identieke nakomelingen door ongeslachtelijke voortplanting. Een groep nakomelingen die door klonen uit één individu ontstaat, heet een **kloon**. Stekken en weefselkweek zijn methoden om planten te klonen. Dieren kun je kunstmatig klonen door embryosplitsing. Bij runderen bijvoorbeeld wordt embryosplitsing toegepast als uit een bevruchte eicel een klompje cellen is ontstaan. Dit wordt in een laboratorium gesplitst in kleinere klompjes cellen. Elk klompje cellen wordt in de baarmoeder van een koe geplaatst waar het uitgroeit tot een kalf (een kloon). Een andere manier van klonen is **celkerntransplantatie** (zie afbeelding 70). Hierdoor kunnen de gunstige eigenschappen van een koe (een superkoe) en een stier met een gunstig genotype worden doorgegeven aan heel veel nakomelingen.

▼ **Afb. 70** Klonen door celkerntransplantatie.



Bij therapeutisch klonen wordt met het DNA van een patiënt door celkerntransplantatie een embryo gekweekt dat genetisch identiek is aan de patiënt. Als het embryo ongeveer honderd cellen groot is, worden hieruit stamcellen weggehaald en verder gekweekt. Door de genexpressie te reguleren, kunnen de stamcellen uitgroeien tot elk gewenst celtype. Het nieuw ontstane weefsel wordt vervolgens bij de patiënt geïmplantéerd om deze te genezen van zijn ziekte. Dit noem je stamceltherapie.

opdrachten

- 48** In de natuur kunnen polyploïde planten ontstaan als gevolg van een foute verdeling van chromosomen tijdens de meiose. De geslachtscellen bevatten dan $2n$ chromosomen in plaats van n .
- a** Om welk type mutatie gaat het hier?
 - b** Consumptiebananen zijn onvruchtbare triploïden ($3n$) waarvan de vruchten geen zaden hebben. De zwarte stipjes binnenin zijn rudimentaire zaadjes. De triploïde banaan is door het ontbreken van zaden en door zijn smaak zeer geschikt voor consumptie. Hoe kun je nakomelingen van deze onvruchtbare banaan verkrijgen met hetzelfde genotype?
 - c** Op welke manier kunnen triploïde bananen via polyploïdie zijn ontstaan?
- 49** In afbeelding 70 zijn een superkoe, een donorkoe en draagkoeien getekend.
- a** Welke van deze koeien levert (leveren) een bijdrage aan het genotype van de kalveren?
 - b** Hebben de drie kalveren die zijn ontstaan, allemaal hetzelfde geslacht of kunnen ze van geslacht verschillen? Leg dit uit.
- 50** Stamceltherapie is een nieuwe behandeling in de geneeskunde. Afwezige of niet-functionerende cellen, weefsels of organen worden via transplantatie vervangen door embryonale stamcellen.
- a** Welk type stamcellen worden gebruikt voor stamceltherapie?
 - b** Wat is het voordeel van therapeutisch klonen voor een patiënt die een stamceltherapie moet ondergaan?
- 51** De hond Joep is door celkerntransplantatie in Zuid-Korea gekloond voor een televisieprogramma. De baasjes zijn dolgelukkig met kloon Pipo, die als twee druppels water op zijn vader lijkt. Maar genetisch lijkt kloon Pipo minder op zijn vader dan de twee leden van een eeneiige tweeling.
- a** Leg dit uit.
 - b** Zou jij zelf een huisdier laten klonen na zijn overlijden? Onderbouw je antwoord met argumenten.

GENETISCHE MODIFICATIE

Door de toegenomen kennis over DNA weten onderzoekers steeds beter hoe genen functioneren en voor welke eigenschappen ze verantwoordelijk zijn. Met deze kennis kunnen de eigenschappen van organismen worden gewijzigd. Dit noem je **genetische modificatie**. Een gen van een bepaald organisme kan worden overgebracht naar het DNA van een ander organisme. Organismen waarbij het DNA is veranderd, noem je **transgeen** of **ggo** (genetisch gemodificeerd organisme). Zo kunnen transgene bacteriën worden gebruikt bij het opruimen van radioactief afval doordat ingebouwde genen ervoor zorgen dat kwik uit radioactieve verbindingen wordt omgezet.

RECOMBINANT-DNA-TECHNIEK

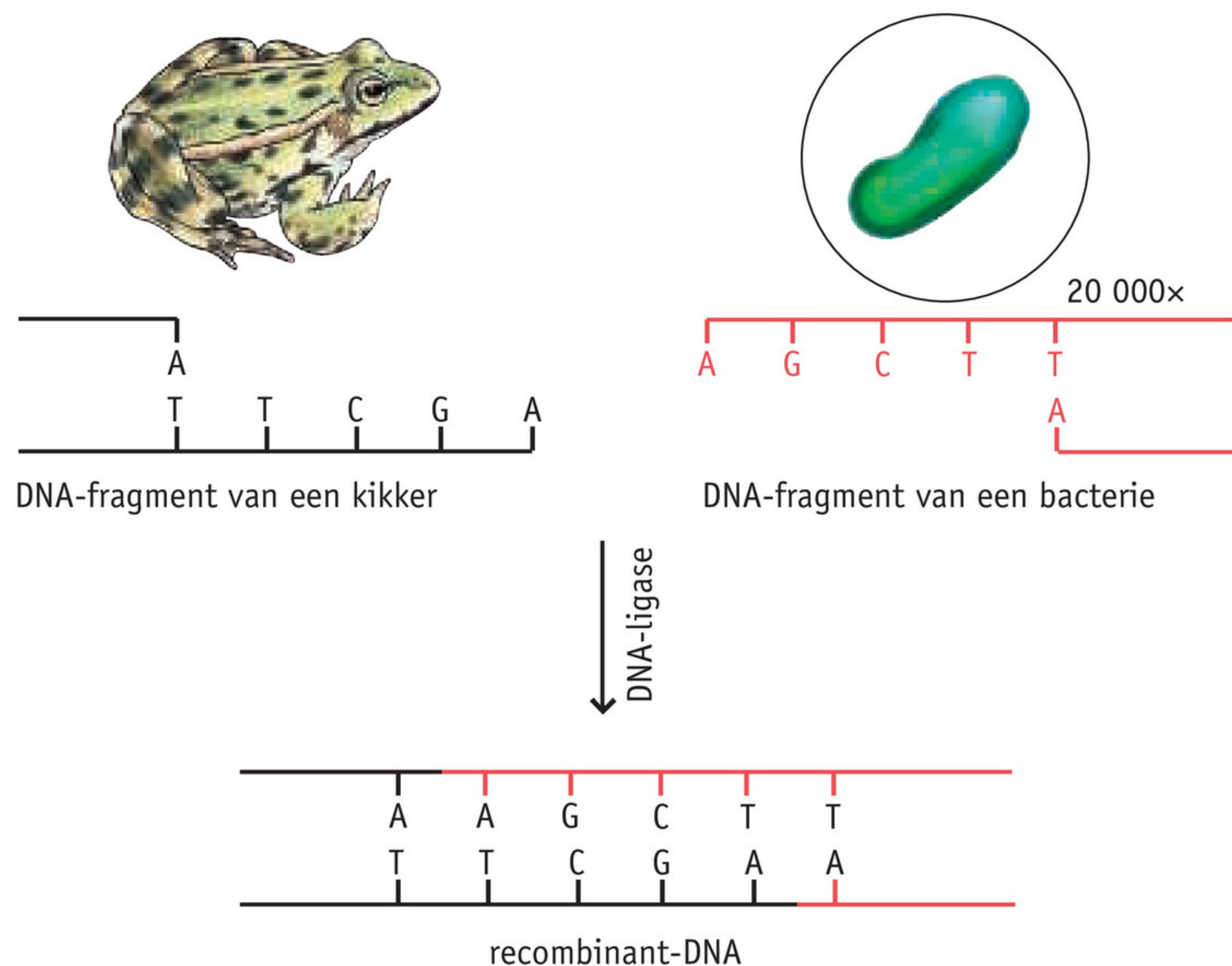
Een voorbeeld van genetische modificatie is de **recombinant-DNA-techniek**.

Bij deze techniek wordt de nucleotidevolgorde van het DNA in een organisme gewijzigd door DNA in te brengen dat afkomstig is van een ander individu. Wanneer het DNA afkomstig is van een organisme van dezelfde soort, heet dat **cisgenese**. Je noemt het **transgenese** wanneer het DNA afkomstig is van een organisme van een andere soort. Anders dan bij kruisingen en selectie is het niet noodzakelijk dat de organismen tot dezelfde soort behoren.

De recombinant-DNA-techniek werd mogelijk door de ontdekking van restrictie-enzymen die een DNA-fragment uit DNA kunnen knippen. Een los DNA-fragment kan in een laboratorium worden aangepast. Het kan ook meteen worden overgebracht naar het organisme dat wordt gemodificeerd.

Er bestaan verschillende technieken om recombinant-DNA in te brengen in het DNA van organismen. Vaak wordt er gebruikgemaakt van plasmiden. Uit bacteriën geïsoleerde plasmiden worden opgeknipt met een restrictie-enzym. Uit het DNA van een ander organisme wordt met hetzelfde restrictie-enzym een DNA-fragment (gen) geknipt. Met behulp van DNA-ligase wordt het DNA-fragment in het plasmide geplakt (zie afbeelding 71).

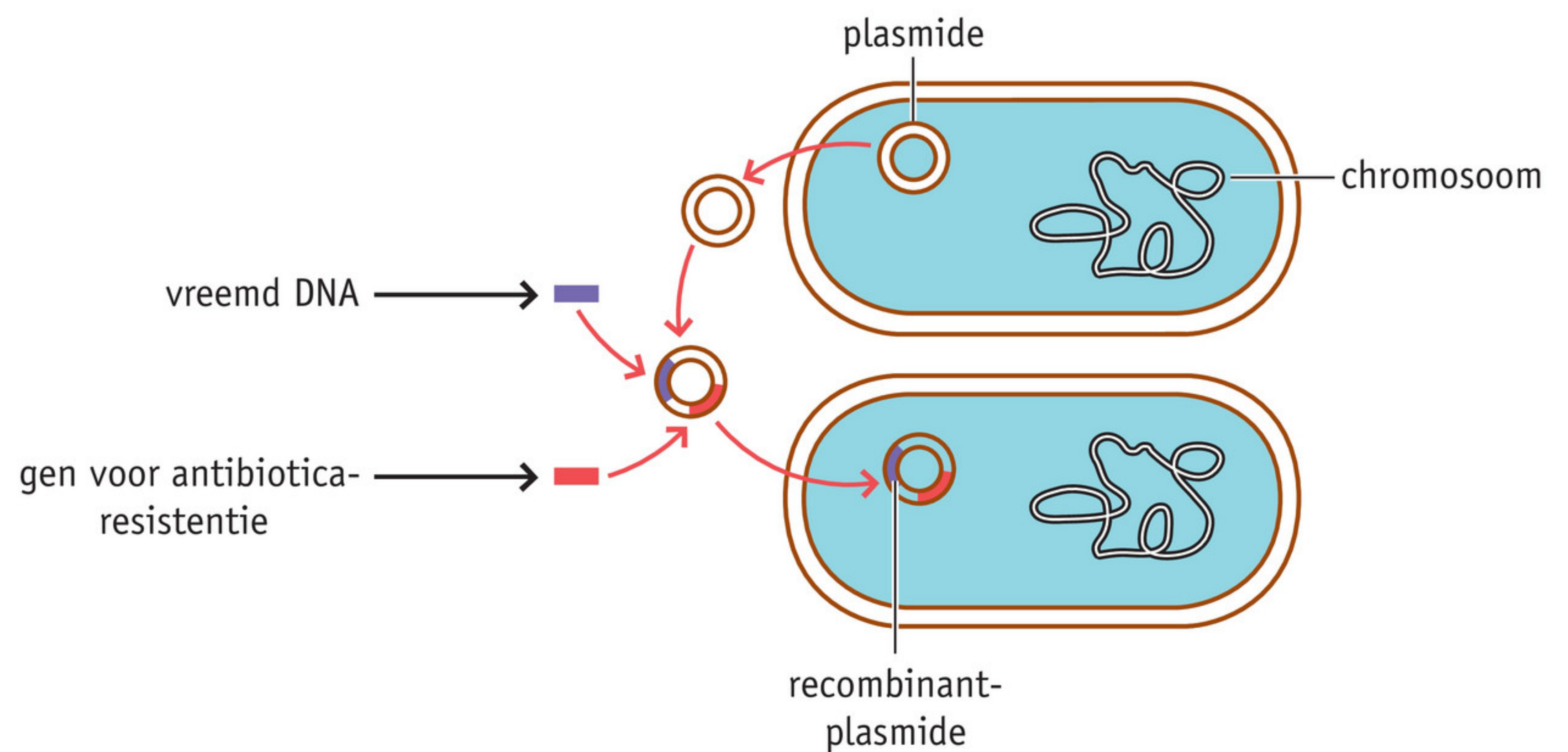
► **Afb. 71** De werking van DNA-ligase.



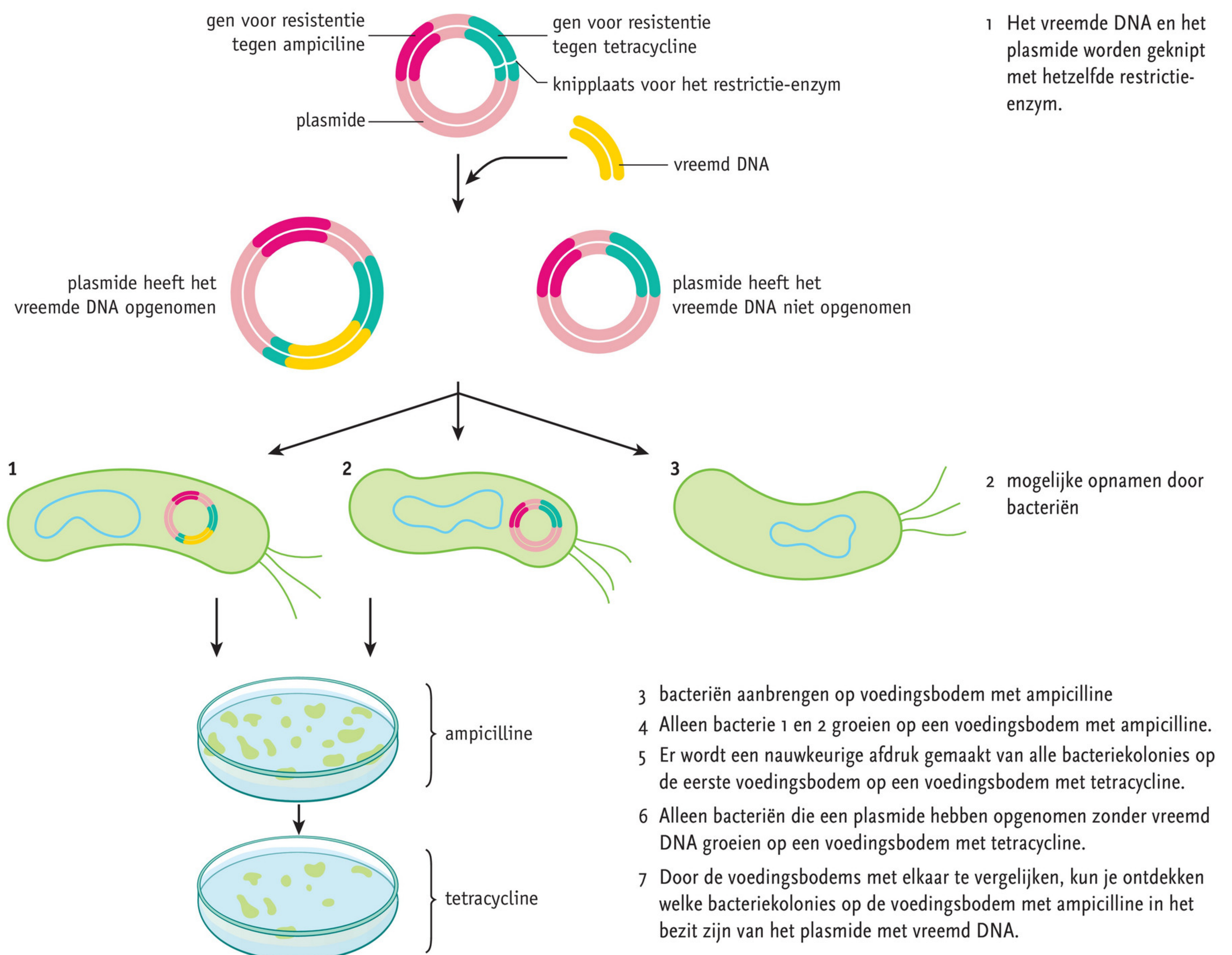
Het plasmide dat voor recombinant-DNA-techniek wordt gebruikt, bezit vaak een gen met een bepaalde eigenschap (marker) waardoor je vrij snel kunt onderzoeken of het recombinant-DNA is opgenomen door een bacterie. Vaak is dit een gen dat resistentie biedt tegen een bepaald antibioticum (zie afbeelding 72). Alleen bacteriën die het gemodificeerde plasmide met het gen voor antibioticaresistentie hebben opgenomen, overleven wanneer ze op een voedingsbodem met het antibioticum worden gekweekt. Wanneer deze bacteriën zich gaan delen, ontstaat een kloon van bacteriën met het recombinant-DNA-plasmide. Deze bacteriën produceren een bepaald enzym dat ze vóór de recombinant-DNA-techniek niet produceerden.

Door bacteriën te laten delen, kun je een gen vermenigvuldigen om het later in te brengen in het DNA van andere organismen (zie afbeelding 73). Zo kan een gen dat in de ene plant weerstand geeft tegen een bepaalde schimmel, worden overgeplaatst naar een andere plant.

► **Afb. 72** Genetische modificatie van bacteriën.



▼ **Afb. 73** De selectie van genetisch gemodificeerde bacteriën met behulp van een plasmide met twee genen voor resistentie tegen antibiotica.



GENETISCHE MODIFICATIE MET VIRUSSEN

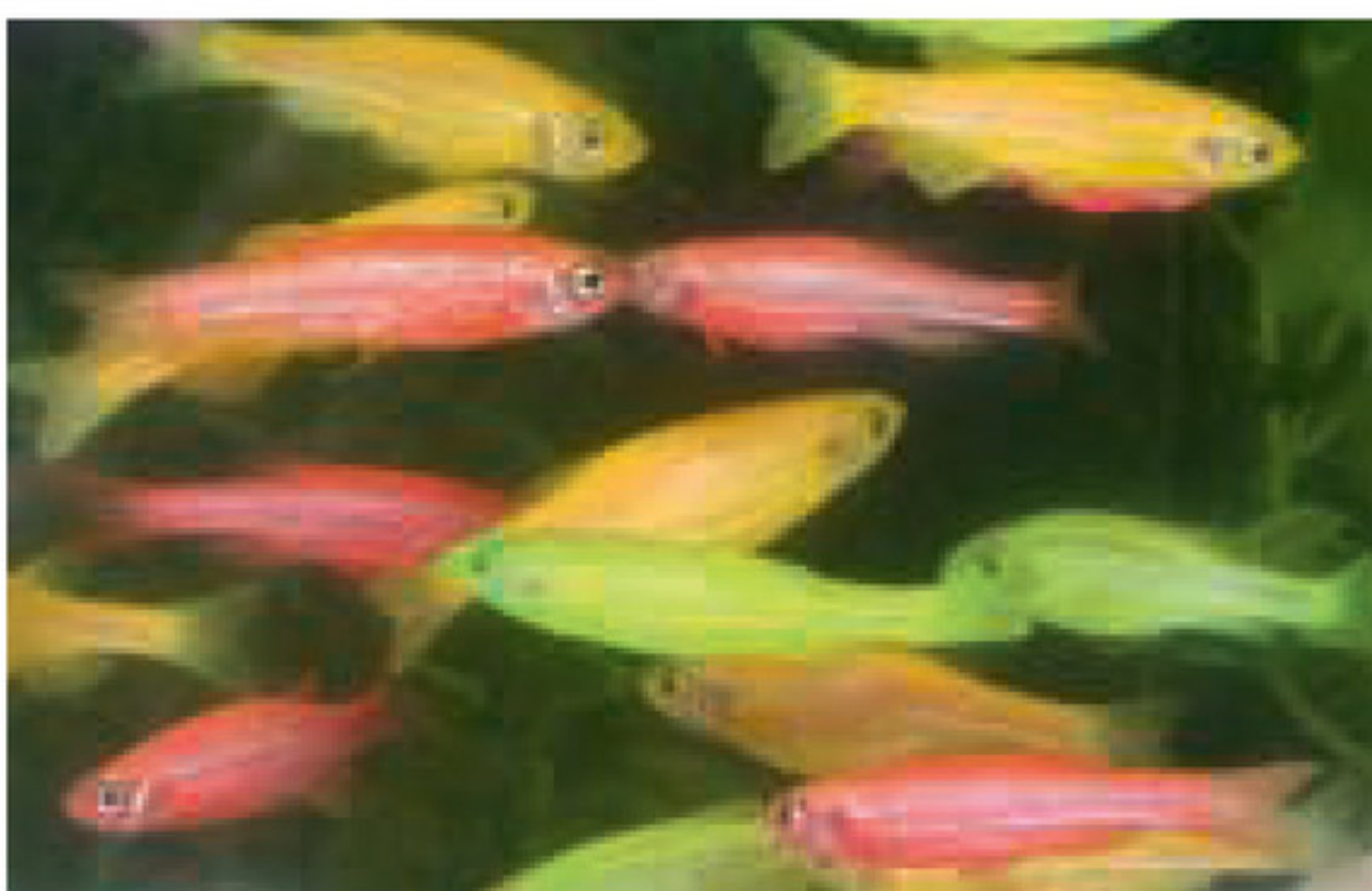
Ook virussen kunnen worden gebruikt om genen in te bouwen in een ander organisme. Met behulp van een enzym uit bepaalde virussen is het mogelijk een gen te isoleren uit het genoom van een eukaryoot organisme.

Om een bepaald gen te isoleren uit het DNA van een organisme wordt een kopie gemaakt van het mRNA. Dit bevat geen introns of andere overbodige informatie. Het mRNA wordt uit cellen geïsoleerd die veel van het gewenste eiwit maken. Met behulp van het enzym **reverse-transcriptase** kan langs een mRNA-keten een enkelstrengs DNA-keten worden gevormd. Het enzym DNA-polymerase maakt langs de enkelstrengs keten een complementaire DNA-keten, zodat het DNA dubbelstrengs wordt. Het DNA dat is ontstaan, wordt **complementair DNA** of **copyDNA (cDNA)** genoemd en bevat alleen het gewenste gen. cDNA kan in een plasmide van een bacterie of in een virus worden ingebracht.

opdrachten

- 52 Genetische modificatie kent inmiddels vele biotechnologische toepassingen in de geneeskunde, de industrie, de landbouw en de voedingsmiddelenindustrie en wordt ook gebruikt voor wetenschappelijk onderzoek.
- Zoek op internet vijf voorbeelden van genetische modificatie waardoor transgene micro-organismen stoffen kunnen produceren voor mensen.
 - Geef van de voorbeelden die je op internet hebt gevonden aan of je het resultaat van de genetische modificatie zinvol vindt of niet. Onderbouw je antwoorden met argumenten.
- 53 Afbeelding 74 is een foto van gloeivissen. Deze genetisch gemodificeerde zebravissen hebben in hun DNA een gen afkomstig van kwallen. Hierdoor maken zij een fluorescerend eiwit dat bij wit of ultraviolet licht ervoor zorgt dat de vis oplicht in een bepaalde kleur.
- Is deze genetische modificatie een voorbeeld van transgenese of van cisgenese?
 - Wat maakt uitwisseling van DNA tussen kwallen en zebravissen mogelijk?
 - Bij genetische modificatie kunnen markers worden gebruikt. Deze kleine stukjes DNA bezitten een bepaalde eigenschap, zoals fluorescentie of resistentie tegen een antibioticum. Welke functie hebben deze markers?
 - Wanneer het stukje recombinante DNA afkomstig is van een eukaryoot organisme, moet het eerst bewerkt worden in een laboratorium, voordat het kan worden ingebouwd in een plasmide. Leg uit waarom het eerst wordt bewerkt.
 - Wanneer het recombinante DNA is opgenomen door een plasmide, kan er niet zomaar transcriptie plaatsvinden door RNA-polymerase. Leg uit wat er daarvoor ook moet worden opgenomen in een plasmide.
 - Reverse-transcriptase is een enzym dat ervoor zorgt dat DNA langs RNA kan worden gevormd. Welk enzym in eukaryote cellen is ook een reverse-transcriptase? Leg je antwoord uit.

▼ Afb. 74 'Gloeivissen.'

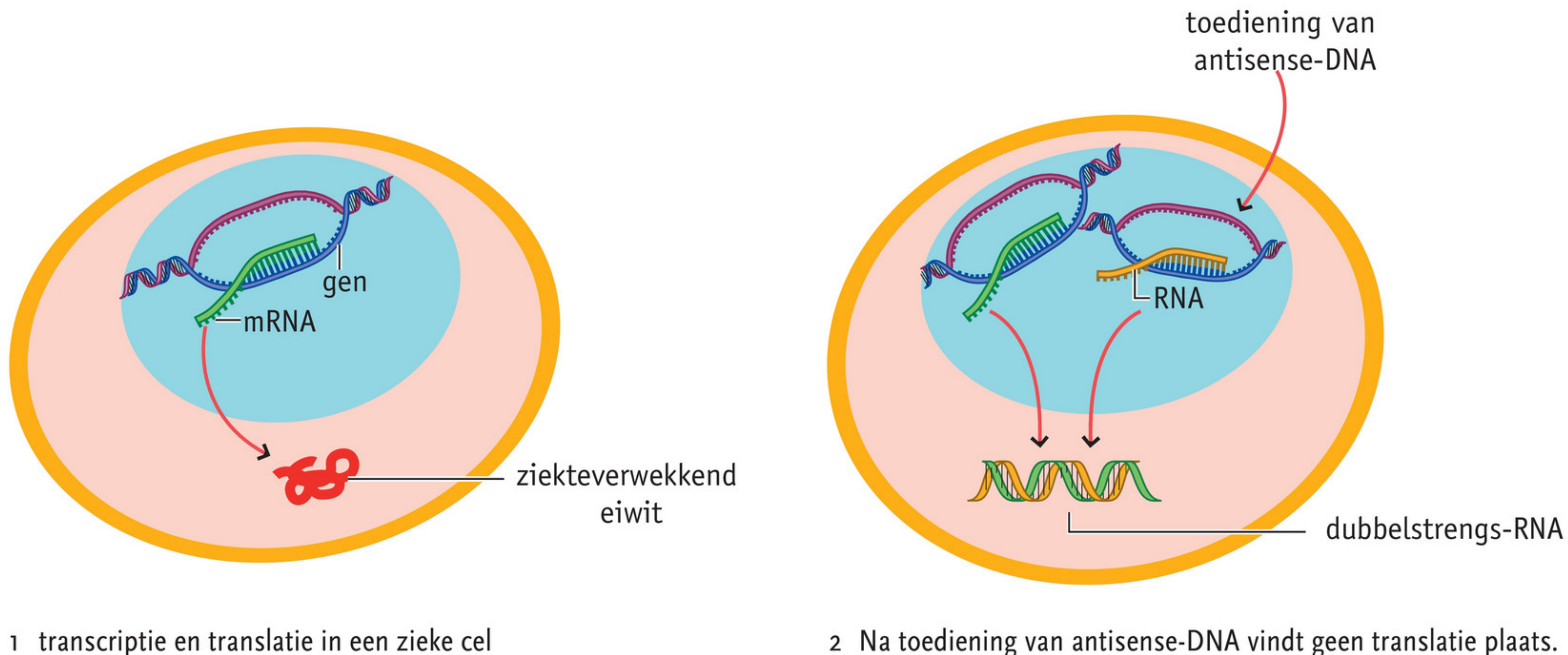


- 54 Rijst is een semi-aquatische plantensoort maar blijkt bijna even gevoelig voor onderdompeling als veel landplantensoorten. Het onderdompelen zorgt ervoor dat rijst langdurige overstromingen kan doorstaan. Dit gen komt voor in een rijstras met een lage opbrengst. Door genetische modificatie wordt het ingebracht in een commercieel rijstras.
- Beschrijf in drie stappen hoe door genetische modificatie weefselkweken kunnen worden verkregen waaruit rijstplanten groeien die langdurige overstromingen weerstaan.
 - Noteer twee eigenschappen voor een hoge opbrengst die bij de commerciële rijstplanten niet verloren mogen gaan door de genetische modificatie.

ANDERE TECHNIEKEN VAN GENETISCHE MODIFICATIE

Sommige ziekten worden veroorzaakt doordat in bepaalde organen genen tot expressie komen die coderen voor ziekteverwekkende eiwitten. In dat geval kan de expressie van zo'n gen worden uitgeschakeld (geninactivatie). Dat kan door het toevoegen van **antisense-DNA**. Hiervoor wordt een kopie gemaakt van het DNA met het gen dat de code bevat voor het ziekteverwekkende eiwit. De kopie is identiek aan het origineel, alleen liggen de stikstofbasen in beide strengen precies in de omgekeerde positie (van 3' naar 5' wordt van 5' naar 3'). Dit gekopieerde DNA wordt ingebracht in het orgaan dat de ziekteverwekkende eiwitten produceert. Zowel langs het originele gen als langs de kopie vindt transcriptie plaats. Het RNA dat langs beide genen ontstaat, is complementair. Als dit RNA op weg naar de ribosomen met elkaar in aanraking komt, ontstaat door basenparing dubbelstrengs RNA (zie afbeelding 75). Langs dit RNA kan geen translatie plaatsvinden. Het functionerende gen is dan uitgeschakeld.

▼ Afb. 75 De werking van antisense-DNA.



Om te onderzoeken wat de functie is van een gen, kun je het uitschakelen (**knock-outgen**). Je kunt niet zomaar elk gen uitschakelen, omdat sommige genen noodzakelijk zijn voor de levensprocessen. Dan kun je een gen tijdelijk uitschakelen met antisense-DNA.

Meestal worden genen permanent uitgeschakeld. Hiervoor worden embryonale stamcellen gebruikt. Uit een volgroeid organisme van dezelfde soort wordt een gen gehaald waarvan wetenschappers de functie willen weten. Dit gen wordt uitgeschakeld door er een stukje tussenuit te knippen. Op de vrijgekomen plaats wordt een nieuw gen ingebouwd dat resistentie biedt tegen een bepaald antibioticum. Deze knock-outgenen breng je in bij een embryonale stamcel.

Dat gebeurt door de membranen met een elektrische impuls tijdelijk poreus te maken. Door de cellen na deze behandeling over te brengen naar een petrischaal met een voedingsbodem met een antibioticum, overleven alleen de cellen die het knock-outgen (met het resistentiegen) hebben ingebouwd. Deze stamcellen worden ingebracht in een embryo. Een gedeelte van de cellen van het embryo bevat dan het knock-outgen. Het organisme dat wordt geboren, heeft cellen met het knock-outgen en cellen met het originele gen. Door onderling kruisen van deze organismen ontstaan nakomelingen waarin alle genen knock-outgenen zijn. Wanneer deze organismen andere eigenschappen hebben dan normale organismen, dan moet dit te wijten zijn aan het knock-outgen. Op deze manier wordt duidelijk wat de functie van het gen is. Door onderzoek met knock-outgenen kunnen we bijvoorbeeld meer te weten komen over erfelijke ziekten en kanker.

opdrachten

- 55 a** Wat is een verschil en een overeenkomst van de technieken antisense-DNA en RNAi?
- b** RNAi wordt wel het genetisch immuunsysteem van organismen genoemd. Leg dit uit.
- 56** Bij een onderzoek bij muizen is een knockout-gen gekoppeld aan het gen voor vachtkleur.
- a** Leg uit wat hiervan het voordeel is.
- b** Knock-out-muizen kunnen een bijdrage leveren aan het onderzoek naar de oorzaak en behandeling van bepaalde vormen van kanker bij de mens. Zijn muizen waarbij een tumorsuppressorgen is uitgeschakeld, geschikt voor een dergelijk onderzoek? Leg je antwoord uit.

CONTEXT

Leefwereld

Gendoping

▼ Afb. 76 Gendoping?



Hoewel er nog nooit een sporter op is betrapt, is gendoping illegaal. Bij gendoping krijgen sporters, afhankelijk van de sport die zij beoefenen, kopieën van een gen toegediend dat effect heeft op de zuurstofopname, het uithoudingsvermogen of de spierontwikkeling. Het gen hebben ze al in hun DNA, maar door extra kopieën in de cellen van bepaalde organen te spuiten, gaan deze tijdelijk meer van het eiwit maken waarvoor het gen codeert. Het gen kan puur of verpakt in een virus of vetachtige stof in de cellen worden gebracht. Hierdoor maakt het lichaam als het ware zijn eigen doping, bijvoorbeeld het hormoon erythropoëetine (epo) dat de aanmaak van rode bloedcellen bevordert of een eiwit dat de spiervorming bevordert. Het is goedkoop, effectief en moeilijk op te sporen voor antidopingexperts.

opdracht

- 57 Via internet is het erytropoëtiëgen (epo-gen) te bestellen. Het product dat thuisgestuurd wordt, moet met een injectienaald in de bovenarm worden geïnjecteerd. De spiercellen gaan vervolgens epo produceren. Normaal gesproken wordt epo door de nieren geproduceerd.
- a Leg uit waarom de spiercellen van je bovenarm normaal gesproken geen epo produceren maar na gendoping wel.
 - b Voor het binnenloodsen van nieuwe genen in lichaamscellen kunnen virussen worden gebruikt die eerst onschadelijk zijn gemaakt. Deze virussen kunnen het gen inbouwen in het kernDNA van de gastheercel. Wat is het voordeel van het inbouwen van het DNA in het kernDNA van de gastheercellen?
 - c Bij gentherapie en gendoping wordt cDNA gebruikt. Antidopingexperts zijn bezig om een test te ontwikkelen die dit kan aantonen. Leg uit waarop die test is gebaseerd.
 - d Bij gendoping kan ook alleen het pure gen worden geïnjecteerd. Het gen wordt dan niet ingebouwd in het kernDNA en zal na enige weken zijn afgebroken. Waarom kiezen sporters hier liever voor?

Je hebt nu de basisstof van dit thema doorgewerkt.

- Doe online de verrijkingstoffen, flitskaarten en Test Jezelf.
- Ga in het boek verder met de Samenhang en de Examentrainer.

Leerdoelen

- Je kunt het nut van recombinitie door CRISPR-Cas toelichten voor verschillende organisatieniveaus van de biologie.
- Je kunt de biologische vakvaardigheden evolutionair en ecologisch denken toepassen op de genetische modificatie van prokaryoten en eukaryoten.

Een designerbaby met CRISPR-Cas

Erfelijke ziekten en kanker genezen, veroudering stoppen en misschien zelfs terugdraaien, een designerbaby ontwerpen of eindelijk de fabeldieren van J.K. Rowling tot leven wekken? Dit alles door te sleutelen aan de software van organismen: het DNA.

Tot voor kort was het bewerken van genen (DNA-editing) ingewikkeld en inefficiënt. Dit is veranderd door een nieuwe techniek van genetische modificatie: CRISPR. CRISPR-Cas is een afweersysteem in prokaryoten dat DNA van bacteriofagen tot in detail herkent en vervolgens kapotknijpt. CRISPR is DNA dat bestaat uit korte repeats met daartussen stukjes DNA die dezelfde nucleotidevolgorde hebben als het DNA van bacteriofagen. Vóór CRISPR liggen genen die eiwitten (Cas-eiwitten) synthetiseren die in het DNA kunnen knippen. Wanneer viraal DNA een bacterie binnendringt, worden Cas-eiwitten gesynthetiseerd en wordt RNA gevormd langs het CRISPR-DNA. Een Cas-eiwit gebruikt het RNA als gids en gaat op zoek naar het complementaire DNA van het virus. Wanneer er een match is, knijpt het Cas-eiwit het virus-DNA kapot en wordt de infectie gestopt.

Wetenschappers ontdekten dat ze het CRISPR-systeem konden aanpassen en dat het ook werkt in cellen van dieren en planten. Door het gids-RNA aan te passen, kun je elke willekeurige volgorde van het DNA opsporen. Het Cas-eiwit maakt vervolgens een dubbelstrengs knip op de specifieke plek in het DNA, waarna je daarmee kunt doen wat je wilt: het DNA door de cel laten repareren, extra DNA toevoegen, een stukje DNA veranderen of er juist een deel uitknippen.

Met deze revolutionaire techniek zijn de kosten van genetische modificatie met 99% gedaald en CRISPR-Cas werkt efficiënt. In plaats van een jaar duurt het maar een paar weken om experimenten uit te voeren. De mogelijkheden van CRISPR-Cas zijn zo ingrijpend, dat wetenschappers in 2016 een stopzetting uitriepen voor het manipuleren (modificeren) van menselijk DNA in embryo's. CRISPR-Cas kan de mensheid voor altijd veranderen en wetenschappers willen eerst dat de burgers van deze aardbol bepalen wat de grenzen zijn.

► Afb. 1 Een designerbaby?



Organisatieniveau	Begrip
Biosfeer	
Ecosysteem	-
Populatie	
Organisme	
Orgaan	-
Cel	
Molecuul	

► **Afb. 2** De werking van CRISPR in prokaryoten.

opdrachten

- 1

Neem de tabel over en vul de begrippen in bij het juiste organisatieniveau. Kies uit: *aardbol – bacterie – burgers – Cas-eiwit – cellen van planten en dieren – RNA – wetenschapper*.
- 2

In afbeelding 2 is de werking van CRISPR-Cas in een bacterie samengevat.

a

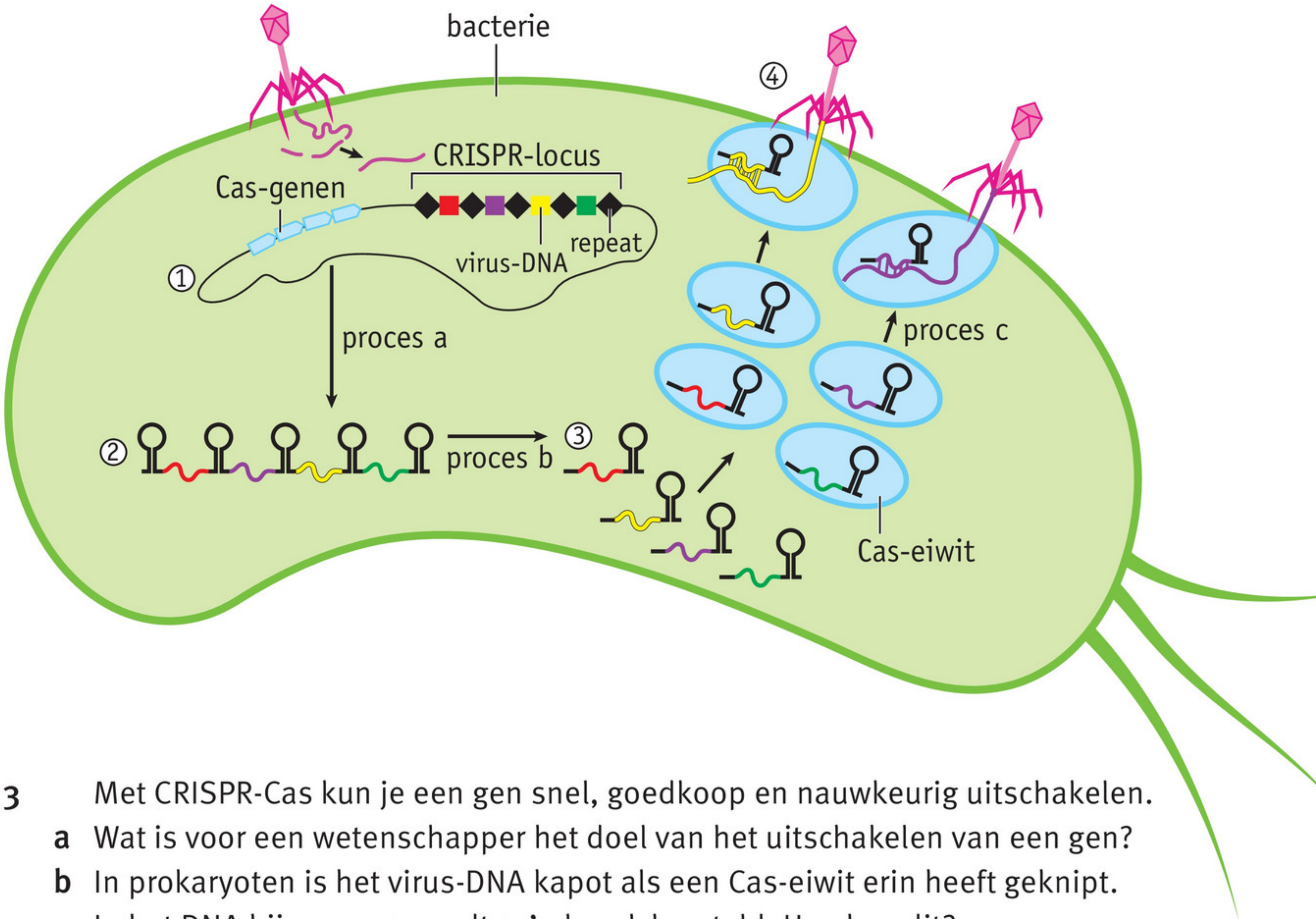
Benoem of beschrijf nummer 1 tot en met 4 en proces a, b, c.

b

Wanneer een bepaald soort bacteriofaag een prokaryoot voor het eerst infecteert, wordt het virale DNA toegevoegd aan het CRISPR-DNA. Waarom gebeurt dat?

c

Beschrijf in drie stappen wat er gebeurt als het DNA van een bacteriofaag niet kapot wordt geknipt door een Cas-eiwit.



- 3

Met CRISPR-Cas kun je een gen snel, goedkoop en nauwkeurig uitschakelen.

a

Wat is voor een wetenschapper het doel van het uitschakelen van een gen?

b

In prokaryoten is het virus-DNA kapot als een Cas-eiwit erin heeft geknipt. In het DNA bij mensen wordt zo’n breuk hersteld. Hoe kan dit?

c

Hemofilie (bloederziekte) is een erfelijke ziekte waarbij bloedingen optreden door een tekort aan stollingsfactoren. Met CRISPR-Cas kan deze ziekte bij een patiënt in de toekomst worden genezen. Leg uit dat de verandering in de genen door CRISPR-Cas niet wordt doorgegeven aan de nakomelingen van de patiënt.
- 4

Veel mensen zijn bang dat door genetische modificatie juist een wereld wordt gecreëerd waarin alleen perfecte mensen worden getolereerd en er op kenmerken en kwaliteiten zal worden geselecteerd. Nu wordt dat ook al gedaan. Testen op genetische afwijkingen zoals het syndroom van Down zijn standaard geworden voor veel zwangere vrouwen. Het constateren van een genetisch defect kan leiden tot het einde van een zwangerschap.

a

Geef jouw mening over het preselecteren van mensen op medische condities. Leg met argumenten uit waarom je het wel of niet ethisch verantwoord vindt.

b

Er zijn ook mensen die het onethisch vinden als genetische modificatie juist niet wordt toegepast, omdat het kinderen een leven biedt met minder kansen of omdat hen genezing wordt onthouden die pijn en dood kunnen voorkomen. Neem alle aanpassingen die worden genoemd in afbeelding 1 over en noteer erachter of je de aanpassing ethisch verantwoord vindt of niet. Leg uit waarom.

practicumopdracht 1

MATERIAAL

- een tomaat
- NaCl (keukenzout)
- afwasmiddel
- water
- ijskoud ethanol
- een theelepel
- twee bekers van 200 mL
- een groot, scherp mes
- een snijplank
- een blender of staafmixer
- een maatbeker
- een pipet van 2 mL
- een reageerbuis
- keukenpapier
- een trechter
- een lang satéstokje
- camera, mobiele telefoon of tablet

Practica

DNA isoleren uit een tomaat

►► BASISSTOF 2

Om de sequentie van DNA te kunnen bepalen, isoleer je eerst DNA uit cellen. In deze practicumopdracht onderzoek je hoe je DNA kunt isoleren uit de cellen van een tomaat.

METHODE

- Snijd ongeveer een derde van de tomaat in kleine blokjes en doe die in de maatbeker.
- Maak in een bekersglas een oplossing van:
 - 5 mL afwasmiddel;
 - 1 theelepel zout;
 - 45 mL water.
- Giet deze oplossing bij de tomaatblokjes.
- Mix de inhoud 10 tot 15 seconden.
- Vouw een filter van keukenpapier en plaats deze in de trechter. Filtreer de tomaatoplossing. Hierdoor verwijder je celfragmenten. Vang het filtraat op in het tweede bekersglas. Het filtraat bevat het DNA.
- Pipetteer 0,5 mL filtraat in een reageerbuis.
- Houd de reageerbuis schuin en schenk heel langzaam 1 mL ijskoud ethanol langs de kant.
- Draai de reageerbuis voorzichtig rond. Niet schudden! DNA lost moeilijk op in alcohol en zal daardoor samenklonteren. Het DNA is nu zichtbaar.
- Doop een lang satéstokje in de reageerbuis, met de punt tussen de alcohol laag en het tomaatfiltraat in. Haal het satéstokje weer omhoog. Het rode propje dat je nu omhoogtrekt, is DNA. De rode kleur wordt veroorzaakt door het tomatenpigment dat aan het DNA kleeft.
- Maak een foto van het DNA-propje.

Beantwoord de volgende vragen.

- 1 Hoe maak je de celwanden van tomatencellen kapot?
- 2 Zout is onder andere nodig om de vrijgekomen eiwitten te laten samenklonteren.
Waarvoor voeg je afwasmiddel toe?

RESULTAAT

Een foto van het DNA-propje.



Samenvatting

LEERDOEL 1 ►► BASISSTOF 1

Je kunt de bouw en functie van DNA beschrijven.

- DNA (desoxyribonucleïnezuur) bevat de informatie voor de erfelijke eigenschappen van een levende cel.
- Genoom: het geheel aan erfelijke informatie in een cel van een organisme.
 - Bij eukaryoten: al het kernDNA en het DNA in celorganellen: DNA in mitochondriën (mtDNA) en DNA in chloroplasten.
 - Bij prokaryoten: al het DNA dat los in het cytoplasma van de cel voorkomt: een circulaire DNA-streng en plasmide(n): kort stukje cirkelvormig DNA.
- DNA is een nucleïnezuur en is opgebouwd uit nucleotiden.
 - Een nucleotide bestaat uit desoxyribose, een fosfaatgroep en een stikstofbase.
 - In DNA komen vier stikstofbasen voor: adenine (A), cytosine (C), guanine (G) en thymine (T).
- Een DNA-molecuul bestaat uit twee nucleotideketens, die in een dubbele spiraal (helix) om elkaar heen gewonden liggen.
 - In een nucleotideketen wisselen monosachariden en fosfaatgroepen elkaar af. De stikstofbasen steken er aan de zijkant uit.
 - De stikstofbasen vormen vaste paren: adenine (A) met thymine (T); cytosine (C) met guanine (G).
 - De uiteinden van een nucleotideketen worden aangegeven met 3' en 5'.
Aan het 3'-uiteinde bevindt zich een OH-groep aan het derde C-atoom van desoxyribose.
Aan het 5'-uiteinde bevindt zich een fosfaatgroep aan het vijfde C-atoom van desoxyribose.
- Bij eukaryoten bestaat een chromosoom uit één lang DNA-molecuul met eiwitten.
 - Dubbelstrengs DNA is rond histonen (eiwitten) gewikkeld.
 - Een aantal histonen met DNA vormt een nucleosoom.
- Sequentie: de volgorde waarin nucleotiden in een DNA-molecuul zijn gerangschikt.
- Coderend DNA: een deel van een DNA-molecuul (een gen) dat de code (DNA-sequentie) bevat waarmee ribosomen een of meer eiwitten kunnen synthetiseren.
- Niet-coderend DNA: grote delen van het DNA coderen niet voor eiwitten. Een deel daarvan:
 - codeert voor andere moleculen die een regulerende functie hebben bij de synthese van eiwitten;
 - bestaat uit repetitief DNA: herhalingen van korte nucleotidesequenties;
 - bestaat uit genen die hun functie hebben verloren.

LEERDOEL 2 ►► BASISSTOF 2

Je kunt het proces van DNA-replicatie toelichten en beschrijven hoe DNA-replicatie plaatsvindt.

- DNA-replicatie vindt plaats in de S-fase van de celcyclus.
 - DNA-replicatie begint bij replicatiestartpunten. Het enzym helicase verbreekt de waterstofbruggen tussen de basenparen, waardoor een replicatiebel ontstaat.
 - Primer: een kort stukje van het nucleïnezuur RNA dat complementair is aan een deel van de DNA-sequentie en wordt gesynthetiseerd door het enzym primase.
 - DNA-polymerase: enzym dat vanaf een primer langs een enkelstrengs DNA-keten schuift en vrije nucleotiden (dATP, dTTP, dGTP of dCTP) uit het kernplasma met waterstofbruggen aan het 3'-uiteinde van een al ingebouwde nucleotide bindt.
 - Aan elke originele nucleotideketen ontstaat een nieuwe complementaire nucleotideketen.
- DNA-replicatie vindt langs beide ketens plaats in de richting van het 3'-uiteinde naar het 5'-uiteinde (afleesrichting).
 - Langs de leidende keten volgt DNA-polymerase het uiteenwijken van de ketens.
 - Langs de volgende keten vindt replicatie in de omgekeerde richting plaats. Hierbij ontstaan korte Okazaki-fragmenten die door DNA-ligase aan elkaar worden geplakt.
- DNA-polymerase kan het einde van de volgende streng niet repliceren doordat er geen 3'-uiteinde beschikbaar is. Hierdoor wordt het DNA-molecuul bij elke celdeling korter.
- Telomeren: niet-coderend, repetitief DNA aan de uiteinden van een DNA-molecuul dat is ingekapseld in beschermende eiwitten en moet voorkomen dat de genen in het DNA worden beschadigd.
 - Bij elke celdeling wordt een telomeer korter.
 - Bij de mens kan een cel zich na ongeveer vijftig celdelingen niet meer delen en ondergaat dan apoptose (geprogrammeerde celdood).
 - De levensduur van de cellen van een organisme hangt af van de lengte van de telomeren en de snelheid waarmee ze korter worden.

LEERDOEL 3 ►► BASISSTOF 2

Je kunt uitleggen op welke manieren de basenvolgorde in het DNA kan worden bepaald en hoe met de verkregen gegevens door DNA-analyse de graad van verwantschap van soorten kan worden vastgesteld.

- Met PCR en gelelektroforese kan men de nucleotide-sequentie van DNA bepalen.
 - PCR (Polymerase Chain Reaction): het kopiëren van een of meer specifieke gedeelten uit het DNA in een PCR-machine.
 - Gelelektroforese: het scheiden van DNA-fragmenten op grond van hun grootte.

- Een DNA-fingerprint is het unieke DNA-profiel van een persoon.
 - Repetitief DNA: herhalingen van korte DNA-sequenties. Het aantal herhalingen verschilt per persoon.
 - Met restrictie-enzymen worden de loci met repeats uit het DNA geknipt. Hoe groter het aantal repeats, hoe groter het DNA-fragment dat ontstaat.
 - De DNA-fragmenten worden gescheiden door gelelektroforese. Er ontstaat een uniek bandenpatroon.

LEERDOEL 4 ►► BASISSTOF 3

Je kunt beschrijven hoe transcriptie plaatsvindt.

- Bij transcriptie wordt langs een deel van een nucleotideketen van een DNA-molecuul (een gen) een RNA-molecuul gevormd door het enzym RNA-polymerase.
 - RNA is een nucleïnezuur dat bestaat uit een enkele streng nucleotiden. RNA bevat ribose in plaats van desoxyribose en uracil (U) in plaats van thymine (T).
- Transcriptie:
 - RNA-polymerase bindt aan een promotor (een specifieke volgorde van stikstofbasen).
 - Template-streng: de nucleotideketen waarlangs het mRNA ontstaat.
 - Coderende streng: de nucleotideketen die niet wordt gebruikt. Deze heeft dezelfde nucleotidevolgorde als het RNA dat ontstaat. Het RNA bevat het nucleotide U in plaats van T.
 - Transcriptiefactoren: eiwitten die nodig zijn om RNA-polymerase te laten binden aan de promotor.
 - Vanaf de promotor worden de waterstofbruggen in het DNA-molecuul tussen beide nucleotideketens verbroken in de richting van het 3'-uiteinde naar het 5'-uiteinde.
 - Er ontstaat een RNA-keten in de 5' → 3'-richting langs de DNA-keten.
 - De transcriptie stopt wanneer een specifieke volgorde van stikstofbasen wordt bereikt.
- Verschillende typen RNA spelen een rol bij de eiwitsynthese in een cel:
 - Messenger-RNA (mRNA) brengt informatie van het DNA voor het coderen van eiwitten naar de ribosomen.
 - Ribosomaal RNA (rRNA) is een bestanddeel van ribosomen.
 - Transfer-RNA (tRNA) bindt een aminozuur uit het cytoplasma en vervoert dat naar een ribosoom.
- Bij eukaryoten wordt het mRNA van de kern naar de ribosomen in het cytoplasma vervoerd.
 - Bij prokaryoten bevindt het DNA zich in het cytoplasma.

- RNA-processing:
 - Een gen in het DNA van eukaryoten bestaat uit introns en exons.
 - Het pre-mRNA bevat ook introns en exons.
 - Splicing: spliceosomen knippen de introns uit het pre-mRNA en verbinden de exons aan elkaar. Hierdoor ontstaat mRNA dat de informatie bevat voor de synthese van een eiwit.
 - Doordat er verschillende mogelijkheden zijn voor splicing, kunnen er uit één pre-mRNA-molecuul verschillende mRNA-moleculen worden gevormd (alternatieve splicing).

LEERDOEL 5 ►► BASISSTOF 4

Je kunt beschrijven hoe translatie plaatsvindt.

- Erfelijke eigenschappen komen tot uiting in het fenotype door de aanwezigheid van bepaalde eiwitten.
- Genetische code: de volgorde van nucleotiden in een mRNA-molecuul bepaalt (codeert) welke aminozuren in een eiwitmolecuul worden ingebouwd.
 - Een codon (triplet) bestaat uit drie opeenvolgende nucleotiden in mRNA die coderen voor een bepaald aminozuur (tripletcode).
 - Er zijn 64 verschillende codons, waaronder één startcodon (AUG) en drie stopcodons.
- Het cytoplasma bevat tRNA-aminozuurcomplexen.
 - Drie nucleotiden op een van de lussen vormen een anticodon dat kan binden aan de stikstofbasen van een complementair codon van een mRNA-molecuul.
- Translatie: in ribosomen wordt aan de hand van de codons in mRNA een eiwit (polypeptideketen) gevormd.

LEERDOEL 6 ►► BASISSTOF 4

Je kunt beschrijven hoe eiwitsynthese plaatsvindt.

- Eiwitsynthese: een ribosoom en een tRNA-methioninecomplex binden aan het startcodon.
 - Een tRNA-aminozuurcomplex passeert in een ribosoom achtereenvolgens de A-, P- en E-plaats. Op de A- en P-plaats wordt de aminozuurketen gevormd, op de E-plaats verlaat het tRNA zonder aminozuur het ribosoom.
 - Een speciaal eiwitmolecuul (release-factor) bindt aan het stopcodon in mRNA waardoor de aminozuurketen loslaat en het kleine en grote ribosoomdeel uit elkaar gaan.
- Polyribosomen: clusters van ribosomen die tegelijkertijd één mRNA-molecuul aflezen.
- Eiwitten die in ribosomen zijn ontstaan, worden verder bewerkt.
 - Bewerking kan in het celplasma, het endoplasmatisch reticulum of het golgisysteem plaatsvinden.
 - Sommige eiwitten worden pas functioneel als ze buiten de cel zijn afgescheiden.

LEERDOEL 7 ►► BASISSTOF 5**Je kunt verschillende manieren van genregulatie beschrijven bij prokaryoten.**

- Genregulatie is het aan- of uitzetten van een gen.
- Genexpressie: wanneer een gen aan staat, kan door transcriptie mRNA ontstaan en door translatie een eiwit.
- Operon: deel van het DNA bij prokaryoten dat alle genen bevat die de vorming van een eiwit reguleren.
 - Structuurgenen: bevatten informatie voor het vormen van RNA of eiwitmoleculen.
 - Promotor: de plaats waar RNA-polymerase kan starten met de transcriptie langs de structuurgenen.
 - Operator: sequentie tussen de promotor en de bijbehorende structuurgenen. Een repressor kan een binding aangaan met een operator waardoor RNA-polymerase niet kan binden.
 - Regulatorgenen: zorgen voor de synthese van repressors. Repressors kunnen actief of inactief zijn.
 - Een inductor bindt aan de repressor. Hierdoor laat de repressor los van de operator en kan het RNA-polymerase de structuurgenen bereiken.
 - Een corepressor bindt aan een inactieve repressor. Hierdoor kan die binden aan een operator en kan RNA-polymerase de structuurgenen niet meer bereiken.

LEERDOEL 8 ►► BASISSTOF 5**Je kunt verschillende manieren van genregulatie beschrijven bij eukaryoten.**

- Stamcellen: zijn nog niet (volledig) gespecialiseerd en kunnen zich onbeperkt delen.
 - Telomerase: enzym in zaadcelmoedercellen, eicelmoedercellen, stamcellen en kankercellen dat telomeren weer langer kan maken waardoor cellen onbeperkt kunnen delen.
 - Omnipotente (totipotente) stamcellen differentiëren tot elk celtype.
 - Pluripotente stamcellen differentiëren tot elk celtype van het organisme.
 - Multipotente stamcellen differentiëren tot een beperkt aantal celtypen.
- Genregulatie tijdens de embryonale ontwikkeling bij eukaryoten:
 - Regulatorgenen coderen in eukaryoten voor transcriptiefactoren.
 - De omgeving van een cel bepaalt de differentiatie van een cel (welk type cel ontstaat).
- Apoptose is het proces waarin een cel zichzelf doodt.
 - In de cel ontstaan enzymen die de cel zelf afbreken.
- Genregulatie bij volwassen eukaryoten:
 - Activator: bindt aan een specifieke sequentie in het DNA (de enhancer) waardoor het DNA buigt en andere transcriptiefactoren en RNA-polymerase kunnen binden aan de promotor.

- Repressors: blokkeren de transcriptie door te binden aan een bepaalde sequentie in het DNA.
- Doordat histonen DNA steviger binden of door DNA-methylering compact maken, wordt genexpressie geblokkeerd. Het gen staat uit.
- Genregulatie is ook mogelijk door RNA-processing (splicing) en RNA-interferentie met miRNA.

LEERDOEL 9 ►► BASISSTOF 5**Je kunt beschrijven wat het belang is van genexpressie voor zelfregulatie en zelforganisatie van een organisme.**

- Door genregulatie en genexpressie:
 - kunnen uit stamcellen verschillende gespecialiseerde cellen, weefsels en organen ontstaan;
 - kunnen cellen verschillende eiwitten produceren op het moment dat de cel ze nodig heeft, afhankelijk van de functie van de cel en van de omstandigheden.
- Epigenetica is de wetenschap die zich bezighoudt met het bestuderen van omkeerbare veranderingen in de activiteit van genen, die niet het gevolg zijn van veranderingen in de nucleotidevolgorde van het DNA.
 - Methyleringspatronen kunnen worden doorgegeven aan het nageslacht.

LEERDOEL 10 ►► BASISSTOF 6**Je kunt de verschillende typen en uitwerkingen van mutaties beschrijven.**

- Mutatie: een verandering in de nucleotidevolgorde van het DNA of RNA van een cel.
 - Het aantal mutaties in een cel blijft beperkt door het DNA-repairsysteem: enzymen in een celkern die continu beschadigingen in het DNA opsporen en repareren.
 - Nuclease: een enzym dat nucleotiden uit een DNA-streng kan knippen.
 - Het suppressorgen produceert eiwitten die de celcyclus stilleggen voor herstel van het DNA of voor apoptose wanneer een cel te veel of onherstelbare DNA-schade heeft.
- Mutaties kunnen neutraal, positief of negatief zijn voor het organisme.
 - De gevolgen van recessieve mutaties of mutaties in één chromosoom van een paar zijn vaak niet merkbaar.
 - Mutaties kunnen een grote uitwerking hebben als ze optreden tijdens het ontstaan van geslachtscellen of in cellen van een embryo.
 - Mutaties vergroten de genetische variatie in een populatie.
- Puntmutatie: een verandering in één nucleotidepaar.
 - Substitutie: een of meer nucleotideparen in het chromosoom worden vervangen.
 - Deletie: een of meer nucleotideparen worden uit het chromosoom verwijderd.

- Insertie: een of meer nucleotideparen worden aan het chromosoom toegevoegd.
- Mutaties in een suppressorgen en in een proto-oncogen kunnen leiden tot kanker.
 - Proto-oncogenen coderen voor eiwitten die de celgroei en de celdifferentiatie stimuleren.
 - Door een mutatie kan een proto-oncogen veranderen in een oncogen waardoor de cel abnormaal snel groeit en deelt.
- De frequentie waarmee mutaties plaatsvinden, wordt verhoogd door mutagene invloeden:
 - mutagene straling (bijv. radioactieve straling, röntgenstraling, ultraviolette straling);
 - mutagene stoffen (bijv. stoffen in sigarettenrook, asbest);
 - virussen.
- Genoommutatie (ploëdiemutaties): het aantal chromosomen in een cel is veranderd.
 - Als bij mitose of meiose non-disjunctie optreedt, heeft een van de dochtercellen één chromosoom te veel en de andere dochtercel één te weinig.
 - Trisomie-21: bij het syndroom van Down komt het 21e chromosoom in drievoud voor in de celkern.
- Crossing-over: tijdens meiose I kunnen twee chromatiden van homologe chromosomen stukken DNA uitwisselen. Hierdoor neemt de recombinatie toe en ontstaan er meer verschillende geslachtscellen.
 - Haplotype: de unieke combinatie van allelen die op één chromosoom voorkomt.

LEERDOEL 11 ►► BASISSTOF 7

Je kunt verschillende technieken en toepassingen van biotechnologie beschrijven.

- Biotechnologie: een verzamelnaam voor technieken waarbij organismen worden gebruikt om producten te maken voor de mens.
- De productie en opbrengst worden verhoogd en goedkoper door:
 - gunstige eigenschappen te combineren in één individu door kruisingen en selectie;
 - polyploëdie: polyploëde organismen kunnen ontstaan onder invloed van de stof colchicine;
 - laboratoriumtechnieken (bijv. weefselkweek).
- Klonen: uit een organisme ontstaan genetisch identieke nakomelingen door ongeslachtelijke voortplanting.
 - Weefselkweek.
 - Embryosplitsing: een embryo wordt in klompjes cellen gesplitst die in de baarmoeder van een organisme worden geplaatst om uit te groeien.
 - Celkerntransplantatie: bij een eicel wordt de kern vervangen door de kern uit een lichaamscel.

- Therapeutisch klonen: met het DNA van een patiënt wordt door celkerntransplantatie een embryo gekweekt waaruit stamcellen worden weggehaald en verder gekweekt om die vervolgens bij de patiënt te kunnen implanteren om deze te genezen van zijn ziekte.
- Genetische modificatie is het veranderen van het DNA van een organisme.
 - Transgene organismen of ggo's zijn genetisch gemodificeerde organismen.
- Recombinant-DNA-techniek is het DNA wijzigen door DNA in te brengen dat afkomstig is van een ander organisme.
 - Cisgenese: DNA inbrengen dat afkomstig is van een organisme van dezelfde soort.
 - Transgenese: DNA inbrengen dat afkomstig is van een organisme van een andere soort.
- Complementair DNA of copyDNA (cDNA):
 - Reverse-transcriptase: enzym dat DNA vormt langs een mRNA-molecuul. Het DNA-fragment bevat alleen het gen voor de synthese van een eiwit. Met DNA-polymerase wordt een complementaire DNA-keten gevormd. Dit cDNA kan worden ingebouwd in een plasmide of virus.
- Antisense-DNA: een kopie van een gen, maar dan met de stikstofbasen in de omgekeerde positie.
 - Het mRNA dat door transcriptie langs antisense-DNA wordt gevormd, vormt dubbelstrengs RNA met het mRNA van het oorspronkelijke gen. Er kan dan geen translatie plaatsvinden.
- Knock-outgen: een gen uitschakelen om te onderzoeken wat de functie ervan is.

COMPETENTIES/VAARDIGHEDEN

Je hebt de volgende vaardigheden geoefend:

- doelgericht zoeken, selecteren en verwerken van informatie;
- schriftelijk en mondeling communiceren over natuurwetenschappelijke onderwerpen;
- analyseren welke rol DNA-onderzoek en biotechnologie hebben in natuurwetenschappelijk onderzoek, beroepen en de dagelijkse praktijk;
- toepassen van verschillende fasen van natuurwetenschappelijk onderzoek;
- geven van een beargumenteerde mening;
- gebruiken van biologische en ethische argumenten;
- verklaren hoe genexpressie en genregulatie op verschillende organisatieniveaus invloed hebben (systeemdenken);
- verklaren hoe epigenese en mutaties een evolutionair voordeel kunnen opleveren (evolutionair denken).

Examentrainer

ADH EN OXYTOCINE

Bron: bezemexamen vwo 2016-1, vraag 23, 24 en 25.

In de achterkwab van de hypofyse worden oxytocine en ADH (vasopressine) gemaakt. Deze peptidehormonen verschillen slechts weinig van structuur, maar wel veel wat de uitwerking betreft. De primaire structuur van beide hormonen is hierna weergegeven:

Oxytocine Cys Tyr Ile Gln Asn Cys Pro Leu Gly NH₂

ADH Cys Tyr Phe Gln Asn Cys Pro Arg Gly NH₂

Er zijn slechts twee verschillen in de aminozuurvolgorde van oxytocine en ADH. Een mogelijke puntmutatie in het DNA van de coderende streng is: 5'-CTA-3' wordt 5'-CTT-3'.

- 2p
- 1
- Kan deze puntmutatie één van beide verschillen tussen oxytocine en ADH veroorzaken?
- A Ja, hierdoor verandert isoleucine in fenylalanine.
- B Ja, hierdoor verandert leucine in arginine.
- C Nee.

Bij de vorming van het hormoon oxytocine zijn in hypofysecellen RNA-moleculen nodig. Enkele onderdelen van een oxytocineproducerende hypofysecel zijn:

- 1 celkern
- 2 cytoplasma
- 3 ruw endoplasmatisch reticulum
- 4 golgisysteem

Uiteraard wordt in de celkern van een hypofysecel RNA aangetroffen dat een rol speelt bij de aminozuurvolgorde in oxytocine.

- 2p
- 2
- In of aan welke van de genoemde onderdelen nog meer?
- A alleen onderdeel 2
- B alleen onderdeel 3
- C alleen onderdeel 2 en 3
- D onderdeel 2, 3 en 4

Over de productie en het effect van ADH en oxytocine worden de volgende uitspraken gedaan:

- 1 Het is mogelijk dat de hypofyse tegelijkertijd de hormonen ADH én oxytocine afgeeft.
- 2 Het is mogelijk dat een doelwitcel functionele receptoren voor ADH én voor oxytocine heeft.
- 2p
- 3
- Welke van deze uitspraken is of welke zijn juist?
- A alleen 1
- B alleen 2
- C beide
- D geen van beide

'GEHACKTE' BACTERIE SPOORT BEDORVEN VLEES OP

Naar: pilotexamen vwo 2015-1, vraag 26, 27, 28, 31 en 32.

Een team van studenten bio-engineering en biomedische technologie van de Rijksuniversiteit Groningen won in 2012 een internationale biotechnologiewedstrijd. De opdracht, uitgeschreven door de Technische Universiteit van Massachusetts (MIT), was om het DNA van bestaande bacteriën te veranderen zodat ze nieuwe taken kunnen verrichten.

- Lees de tekst in het kader en bekijk de afbeeldingen. De snelheid van de verkleuring van de stickers is onder meer afhankelijk van de concentratie bacteriën in de sticker. Andere variabelen zijn:
- 1 de activering van de promotor PsboA in de bacteriën;
- 2 de stabiliteit van het pigment-mRNA in de bacteriën;
- 3 het aantal ingebrachte plasmiden per bacterie.
- 2p
- 4
- Zet de nummers 1, 2 en 3 onder elkaar en geef achter elk nummer aan of de betreffende variabele wel of niet de snelheid van verkleuring beïnvloedt.

De kleurreactie in de bacterie vindt plaats na transcriptie en translatie van het genconstruct in het ingebrachte plasmide.

- 2p
- 5
- In of aan welk celonderdeel vinden deze processen in de bacterie plaats?
- | | <i>transcriptie</i> | <i>translatie</i> |
|---|---------------------|---------------------------------------|
| A | in de kern | aan het ruw endoplasmatisch reticulum |
| B | in de kern | aan vrije ribosomen |
| C | in het cytoplasma | aan het ruw endoplasmatisch reticulum |
| D | in het cytoplasma | aan vrije ribosomen |

Het plasmide bevat, naast het genconstruct, ook een antibioticumresistentiegen.

- 2p
- 6
- Waarom wordt dit gen toegevoegd?
- A Om de gemodificeerde bacteriën resistent te maken voor antibiotica in het vlees.
- B Om de gemodificeerde bacteriën te doden wanneer ze in het milieu terechtkomen.
- C Om de gemodificeerde bacteriën te onderscheiden van andere bacteriën.
- D Om de schadelijke bacteriën in het vlees door de gemodificeerde bacteriën te bestrijden.

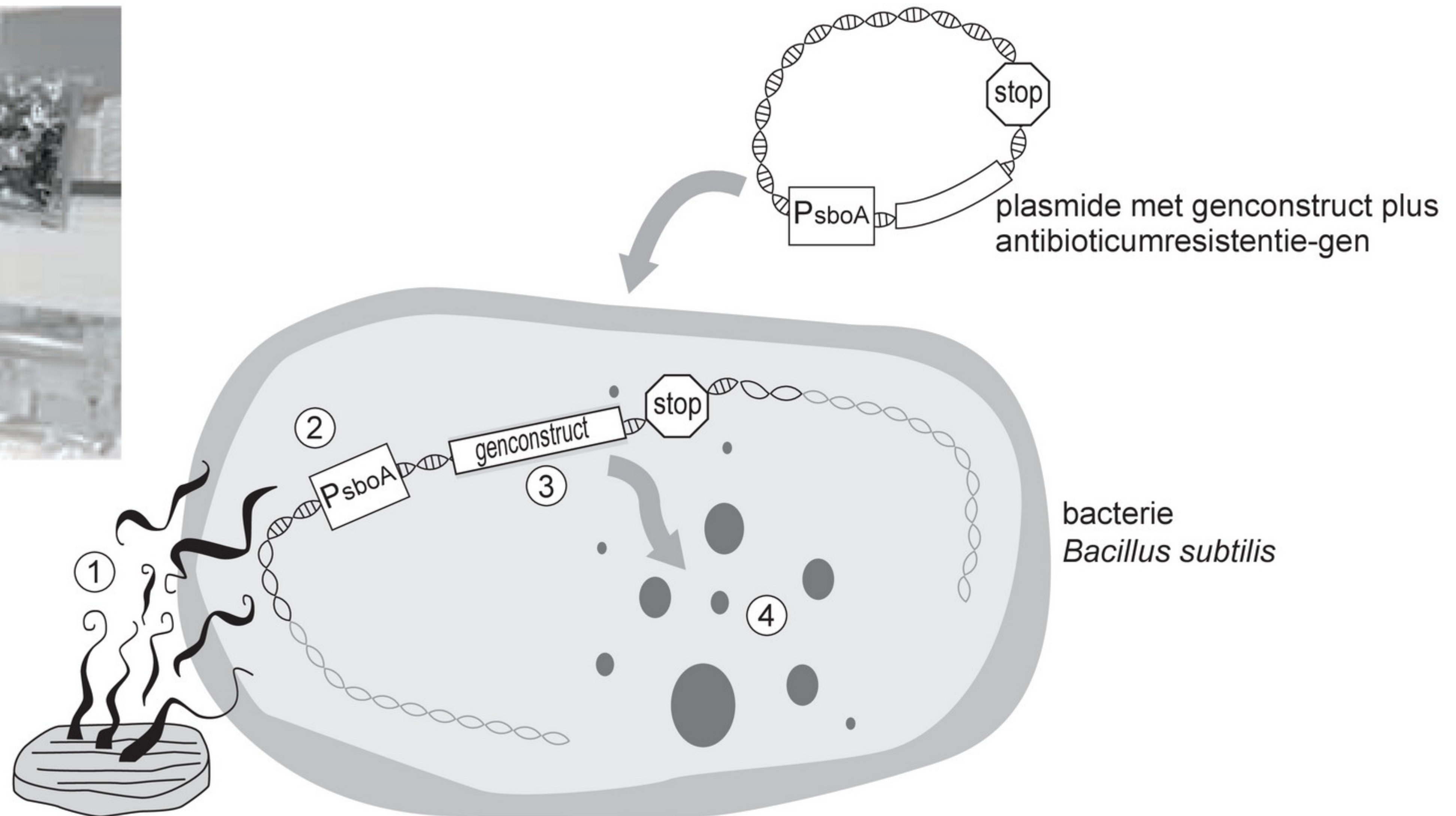
De studenten ontwikkelden een bacteriebevattende sticker die in de verpakking van consumptievlees wordt geplakt. De genetisch gemodificeerde bacteriën in de sticker kunnen door een kleurverandering aangeven dat vlees bedorven is. Het studententeam maakte gebruik van

▼ **Afb. 1** Bacteriebevattende sticker.



Bacillus subtilis, een ongevaarlijke bodembacterie. Ze brachten zelfgemaakte plasmiden met een genconstruct in deze bacteriën. De manier waarop de gemodificeerde bacteriën reageren op bedorven vlees, is in afbeelding 2 schematisch in vier stappen weergegeven.

▼ **Afb. 2** Reactie van gemodificeerde bacteriën op bedorven vlees.



- 1 Vluchtige stoffen komen vrij uit het bedorven vlees.
- 2 Deze activeren de promotor PsboA.
- 3 Daardoor start de transcriptie van het genconstruct.
- 4 Het genproduct is een geelgroen pigment (amilGFP).

In de toekomst willen de studenten het plasmide uitbreiden met een 'kill switch'. De kill switch bestaat uit een gen dat codeert voor een stof die de bacteriën doodt en niet giftig is voor mensen. Het gen schakelt in als specifieke voedingsstoffen in de sticker opraken.

- 2p **7** Welke rol hebben deze voedingsstoffen bij het functioneren van de kill switch?
- A Ze dienen als activator.
 - B Ze dienen als operator.
 - C Ze dienen als promotor.
 - D Ze dienen als repressor.

Of de sticker het gaat redden op de markt, hangt niet alleen af van de werkzaamheid. Ook de acceptatie speelt een rol: mensen zijn vaak huiverig voor het vrijkomen van gemodificeerde bacteriën in het milieu. De kill switch kan dit voorkomen door de bacteriën te doden.

- 2p **8** Leg uit waardoor deze gemodificeerde bodembacterie die resistent is tegen een bepaald antibioticum, een gevaar zou kunnen opleveren voor onze gezondheid.

5

Planten

Planten spelen een centrale rol in ons leven. Ze zijn onmisbaar bij de voedselproductie, vormen de grootste bron van duurzame energie en worden gebruikt als grondstof voor diverse producten. Dit thema gaat vooral over de zaadplanten, en daarvan met name de bedektzadigen. Aan de orde komen de bouw van planten en hoe zij kunnen overleven in hun omgeving.

ONTDEKKEN

Rode planeet zoekt groene vingers 142

BASISSTOF

- 1

Bouw, groei en ontwikkeling

144
- 2

Transport in planten

151
- 3

Assimilatie en dissimilatie

159
- 4

Voortplanting

166
- 5

Reageren op de omgeving

171

SAMENHANG

Een plantenbak als elektriciteitscentrale 178

VERRIJKINGSSTOFFEN

Dubbele bevruchting bij zaadplanten

📖

Het tropisch regenwoud

📖

Plantenteeltdeskundige

📖

PRACTICA

180

AFSLUITING

Samenvatting

184

Flitskaarten

📖

Test Jezelf

📖

Examentrainer 186





‘Dat toekomstige kolonisten voedsel kunnen verbouwen op Mars is wetenschappelijk interessant, maar in de praktijk lastig.’



Rode planeet zoekt groene vingers

►► BASISSTOF 2 EN 3

Akkers vol gewassen op Mars? Het klinkt als science fiction, maar als het aan de onderzoekers van Alterra Wageningen Universiteit ligt, duurt dat niet lang meer. Zij hebben succesvol tien verschillende groenten geoogst van grond die vergelijkbaar is met Marsbodem. ‘De totale opbrengst bleek niet significant te verschillen van die op aardse potgrond, en dat is verbazingwekkend’, aldus onderzoeker Wieger Wamelink.

De Nederlandse stichting Mars One maakte in 2012 haar plannen bekend om in 2027 een ruimtekolonie te vestigen op de planeet Mars. Elon Musk, de baas van autofabrikant Tesla, kwam in 2016 met een nog revolutionairder plan: in veertig tot honderd jaar moeten er een miljoen mensen op Mars wonen. Met een gigantische raket met de werktitel ‘BFR’ (Big Fucking Rocket) van zijn bedrijf SpaceX kunnen er per lancering honderd mensen met een enkeltje richting Mars.

Een groot probleem bij die plannen is: hoe voed je al die mensen? Water is op Mars voldoende aanwezig in de vorm van ijs, maar of er planten kunnen groeien was

lange tijd onzeker. Uit onderzoek van de Wageningse onderzoeker Wamelink blijkt nu dat dit kan. Nederlandse ecologen testten veertien plantensoorten in grond met een samenstelling vergelijkbaar met die van Marsgrond. De grond bevatte alle voedingsstoffen die planten nodig hebben om te groeien, waaronder fosfor, stikstof, kalium, magnesium, calcium en ijzer. Veel planten overleefden meerdere maanden.

De eerste onderzoeken zijn dus positief, maar er zijn nog veel vragen. De grond op Mars heeft bijvoorbeeld niet het vermogen om water vast te houden; de zandkorrels zijn te fijn. ‘Dat toekomstige kolonisten voedsel kunnen verbouwen op Mars is wetenschappelijk interessant, maar in de

praktijk lastig,' aldus Wamelink. De lucht op Mars is te ijl, het klimaat is te koud en de planeet heeft geen elektromagnetisch veld (zoals de aarde) dat planten beschermt tegen een hoge dosis straling. 'Marskolonisten moeten hun planten verbouwen in koepels of versterkte tenten,' zegt Wamelink. 'Er is nog veel aanvullend onderzoek nodig. Maar aan de grond zal het hoogstwaarschijnlijk niet liggen.'

opdrachten

Niet alleen miljardair Elon Musk wil al snel een kolonie op Mars, ook NASA (National Aeronautics and Space Administration) in Amerika en ESA (European Space Agency) in Europa zijn druk bezig met de voorbereidingen voor een bemande (onderzoeks)missie naar Mars. ESA zoekt hiervoor regelmatig Young Graduate Trainees (zie afbeelding 1).

▼ Afb. 1 Advertentie van de ESA.

Young Graduate Trainees

Are you about to take your finals? Or do you already have your Masters degree in the bag? If so, then you can apply to ESA as a 'Young Graduate Trainee' (YGT). This high-calibre programme lasts for one year and gives successful applicants an opportunity to gain valuable experience in the development and operation of space missions. As a Graduate Trainee, you'll take on a responsible role in supporting a project, and benefit from the expertise of an ESA tutor.

YGTs gain valuable experience that can qualify them for the many exciting opportunities within Europe's space industry, renowned research institutes and, of course, ESA. This, in addition to the rich personal experience of living and working in another country and in a diverse and international environment, makes the YGT programme very popular.

Traineeship Opportunities for Young Graduate Trainees go online **once a year in mid-November, and stay open for one month**. At this time, we publish about 100 YGT job offers, aimed mainly at engineers and physicists, graduates in Information Technology, Natural or Social Science and Business.

To be eligible for the YGT programme, you must be in the final year of a Master's degree at a university or an equivalent institute or have just graduated. Please be aware that you can only apply for **one** YGT opportunity. Only applicants to a single opportunity will be considered for the selection phase. Therefore, before you submit your online application make sure you have selected the opportunity which best fits your background and interests.

Contracts are for one year. Towards the end of the training period, trainees are asked to submit a report on their activities and the accomplishments achieved during the year.

De volledige vacaturetekst vind je op www.esa.int/ESA (About us > Careers at ESA > Young Graduate Trainees).

Jij zit in je laatste studiejaar Biologie en gaat samen met een collega-student solliciteren op een Young Graduate Trainee-functie. Jullie bedenken en ontwerpen een proefopstelling om het kweken van planten op Mars te onderzoeken. Bij de sollicitatieprocedure behoort het toelichten van jullie proefopstelling. In de bijlage van de advertentie staat met welke omgevingsfactoren op Mars je rekening moet houden (zie afbeelding 2).

▼ Afb. 2 Bijlage bij de vacature.

Plants on Mars!

ESA wants to go Mars! In accordance to Wageningen University we are now recruiting candidates to increase the knowledge of producing crops on Mars.

Candidates are selected in pairs by recruitment interviews for the relevant tutor.

The ESA want to see you design a test setup dealing with the conditions on Mars.

At least one of the following factors need to be addressed in your test setup and / or remarks:

- The temperature. When the temperature is too low, plants will die instantly.
- The air pressure. Low air pressure will lead to a quick evaporation of water through the plant stomata.
- Carbon dioxide. The amount of carbon dioxide exceeds the amount of carbon dioxide on planet Earth and this amount can be considered as toxic.
- Oxygen. There is very few oxygen, which will influence the dissimilation.
- The amount of light. The intensity of light is low and during sandstorms (which can take on for weeks) it is even darker.

- 1 Ontwerp samen met je collega-sollicitant een proefopstelling in een kas om het kweken van planten op Mars te onderzoeken. In deze proefopstelling kies je ten minste één factor op Mars die verschilt van de condities op aarde.
Geef in je ontwerp aan wat een plant nodig heeft, wat er op Mars niet is en hoe je ervoor gaat zorgen dat dat er wel is. Behandel daarbij een van de volgende onderzoeksdoelen:
 - Opname, transport en afgifte van water met mineralen door planten.
 - Regulatie van de gaswisseling van planten door huidmondjes en de relatie tussen de opname van koolstofdioxide en de afgifte van water.
- 2 Maak een beoordelingsformulier.
Als je zelf niet presenteert, ben je lid van de sollicitatiecommissie van de ESA. Hiervoor ontwerp je, samen met je collega, een beoordelingsformulier voor de proefopstellingen van de andere kandidaten.
Door het invullen van het formulier kun je beoordelen of de opdracht goed is uitgevoerd en of overal aan is gedacht. Hiermee bepaal je of de proefopstelling voldoet en of de kandidaten geschikte sollicitanten zijn.
- 3 Presenteer jullie proefopstelling in een pitch van ongeveer twee minuten en beoordeel andere proefopstellingen.
Leg in de pitch kort uit welk onderzoeksdoel jullie behandelen en welke beperkende factor jullie met de proefopstelling onderzoeken. Als je niet presenteert, beoordeel je de andere proefopstellingen.

Leerdoel

- Je kunt beschrijven hoe lengte- en diktegroei bij kruid- en houtachtige planten plaatsvindt en dat stamcellen hiervoor verantwoordelijk zijn.

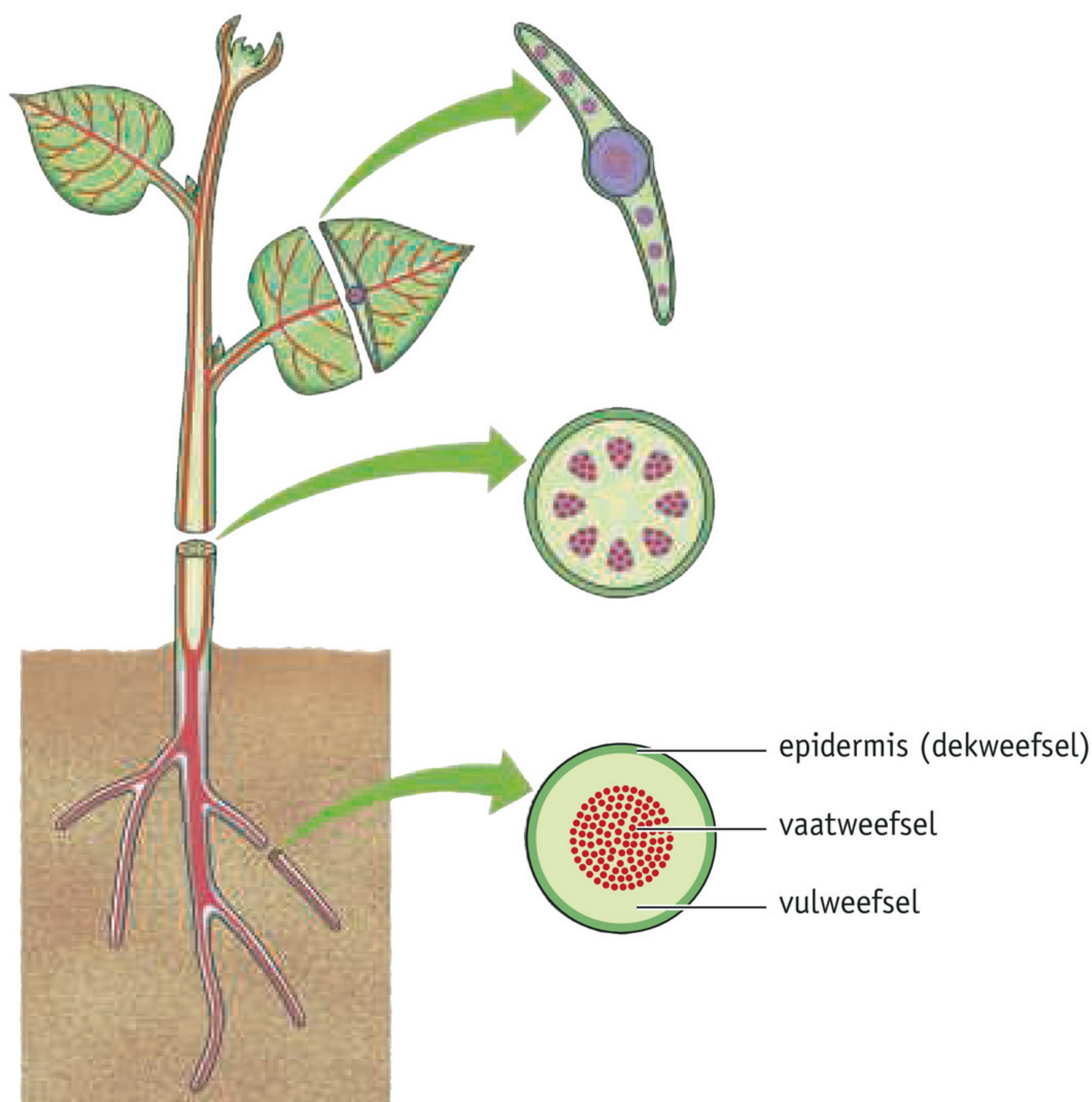
1 Bouw, groei en ontwikkeling

De oudste boom op aarde staat in Zweden en is 9550 jaar oud. De dikste, met een omtrek van 36 meter, staat in Mexico. En de hoogste boom vind je in Californië. Die is net zo hoog als de Dom in Utrecht: 115 meter.

BOUW

De wortel, de stengel en het blad zijn de organen van een zaadplant. Ze bestaan uit drie verschillende weefsels: dekweefsel, vaatweefsel en vulweefsel (zie afbeelding 1).

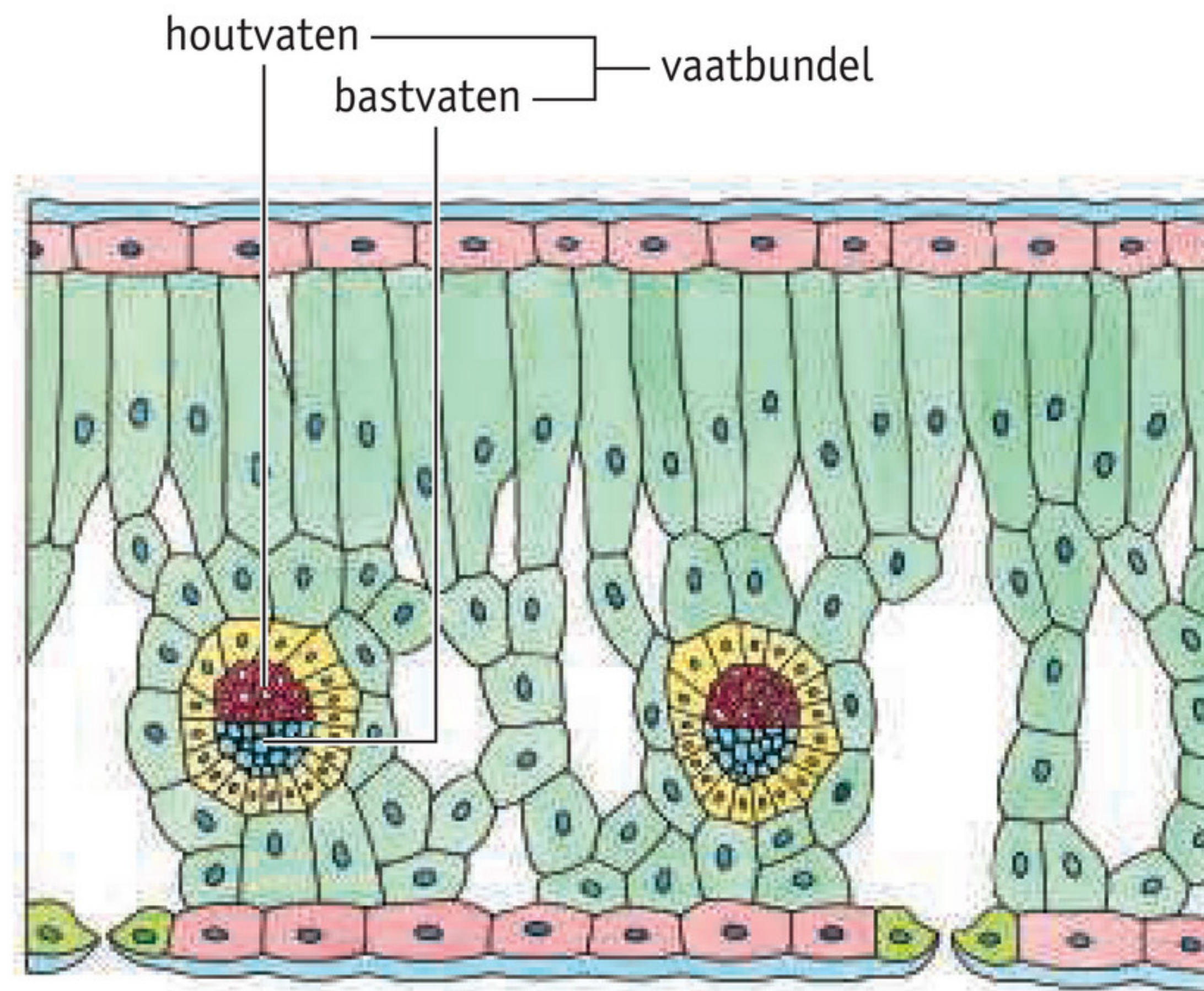
► **Afb. 1** Bouw van een plant.



Het **dekweefsel** vormt de buitenzijde van een plant en beschermt tegen waterverlies en infecties. Het **vaatweefsel** komt in alle organen voor en bestaat voornamelijk uit transportvaten (houtvaten en bastvaten). In houtachtige stengels liggen de houtvaten in jaarringen. De bastvaten liggen eromheen. In kruidachtige stengels liggen de vaten bij elkaar in vaatbundels. In bladeren liggen de vaten in nerven (zie afbeelding 2). Het **vulweefsel** (ook wel grondweefsel genoemd) zit tussen het dekweefsel en het vaatweefsel en is betrokken bij fotosynthese, opslag en stevigheid.

▼ **Afb. 2** Hout- en bastvaten.

1 blad (schematisch)

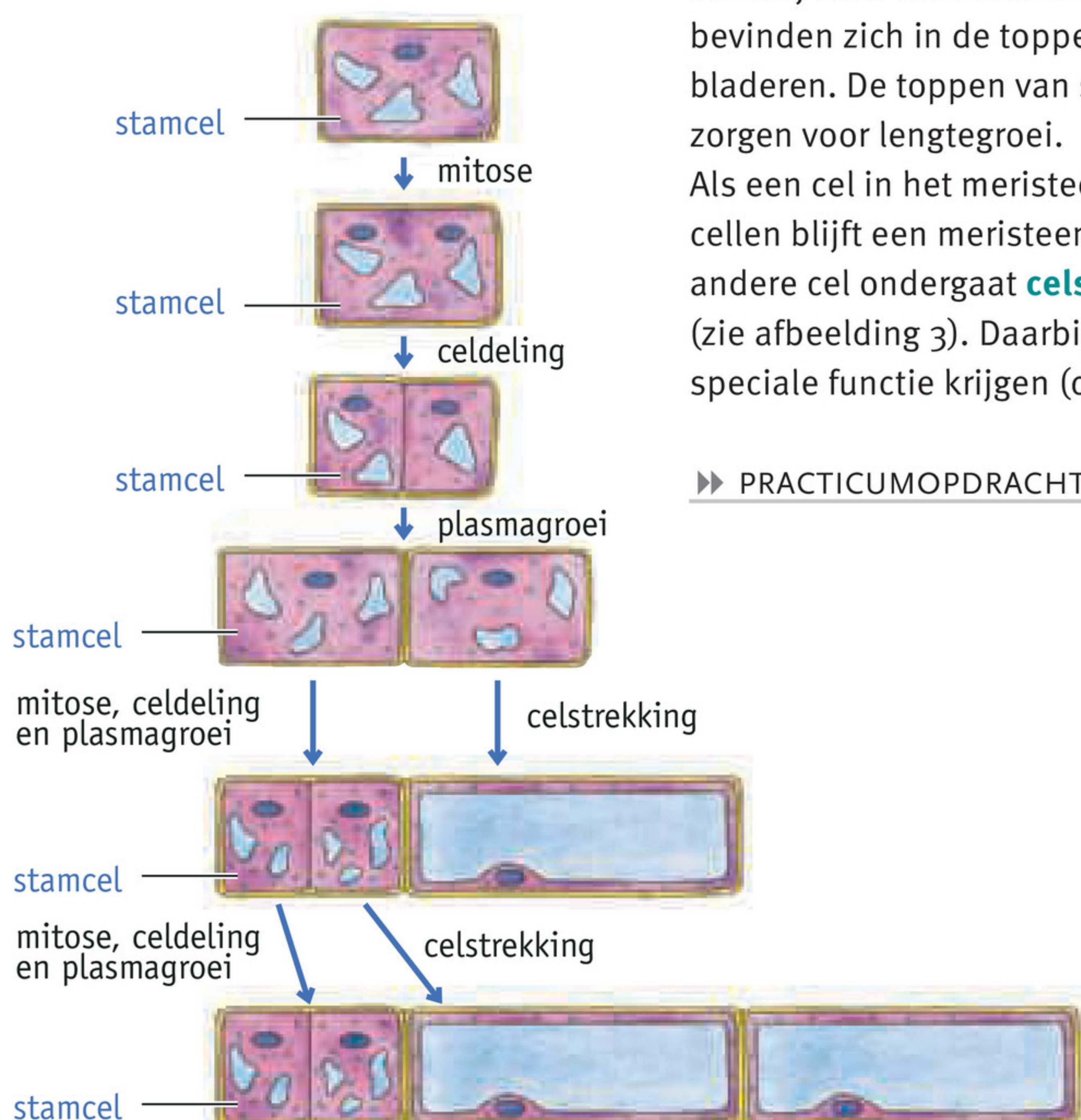


2 deel van een blad (dwarsdoorsnede, schematisch)

GROEI EN ONTWIKKELING

Planten groeien hun hele leven door, als de omstandigheden gunstig zijn. Er moeten bijvoorbeeld voldoende water en voldoende mineralen beschikbaar zijn. Verder zijn er voor groei zuurstof, koolstofdioxide, licht en een geschikte temperatuur nodig.

Tijdens de groei vinden er in een plant allerlei veranderingen plaats. Cellen kunnen zich specialiseren, waarbij ze van vorm veranderen. Organen kunnen veranderen en er kunnen nieuwe organen ontstaan. Al deze veranderingen noem je ontwikkeling.

▼ **Afb. 3** Mitose, celdeling, plasmagroei en celstrekking (schematisch).

Bij planten vinden delingen plaats in **meristemen** (deelweefsels). In het meristeem van een plant komen stamcellen voor (cellen die nog niet gedifferentieerd zijn). Dankzij deze stamcellen kunnen planten hun hele leven groeien. Meristemen bevinden zich in de toppen van wortels en stengels, in knoppen en in jonge bladeren. De toppen van stengels en wortels worden **groeipunten** genoemd en zorgen voor lengtegroei.

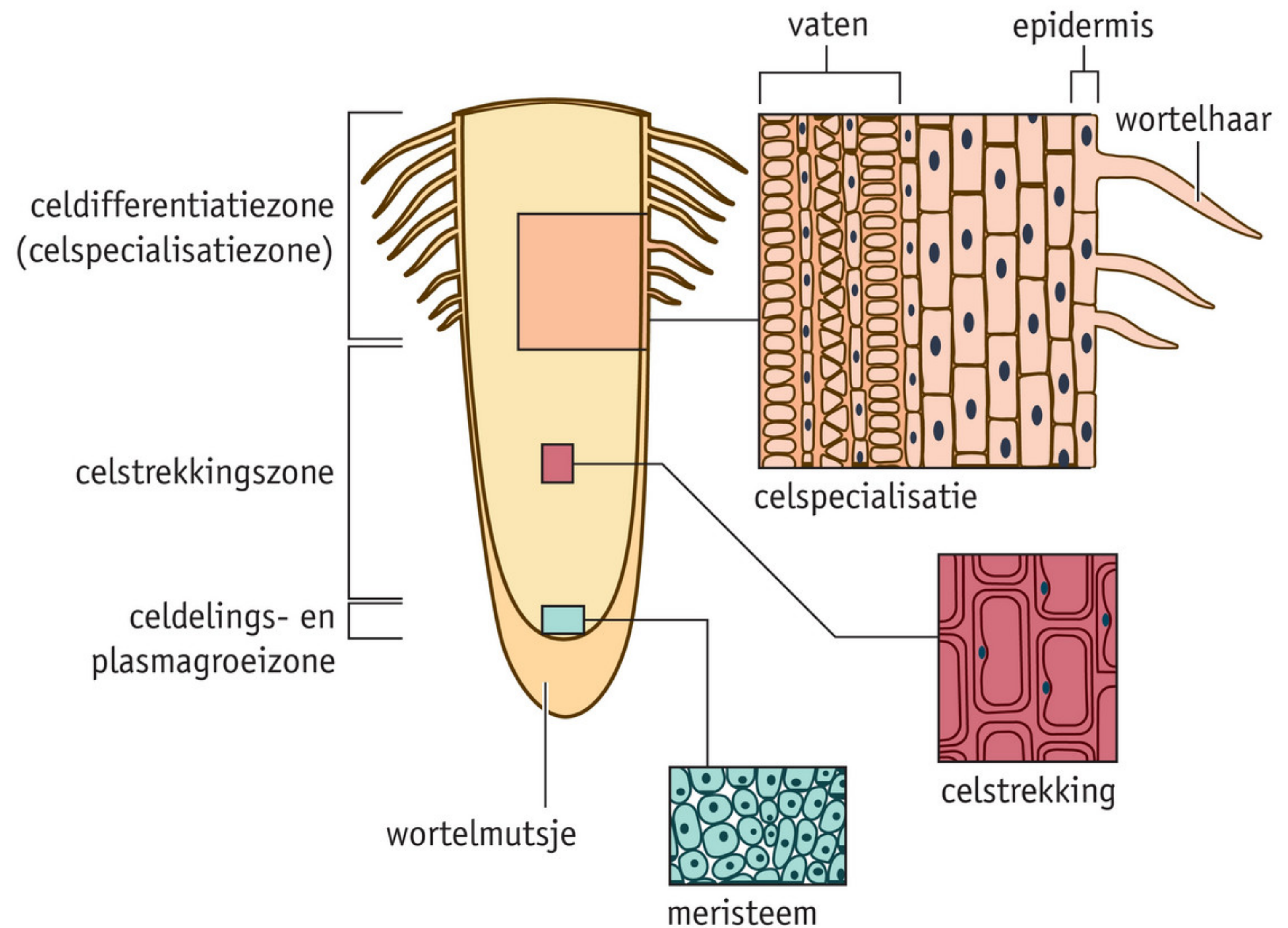
Als een cel in het meristeem zich deelt, ontstaan twee dochtercellen. Een van beide cellen blijft een meristeeomcel en zal zich na verloop van tijd opnieuw delen. De andere cel ondergaat **celstrekking**, waarbij de cel groeit door opname van water (zie afbeelding 3). Daarbij kan de cel van vorm veranderen (celdifferentiatie) en een speciale functie krijgen (celspecialisatie).

» PRACTICUMOPDRACHT 1 EN 2

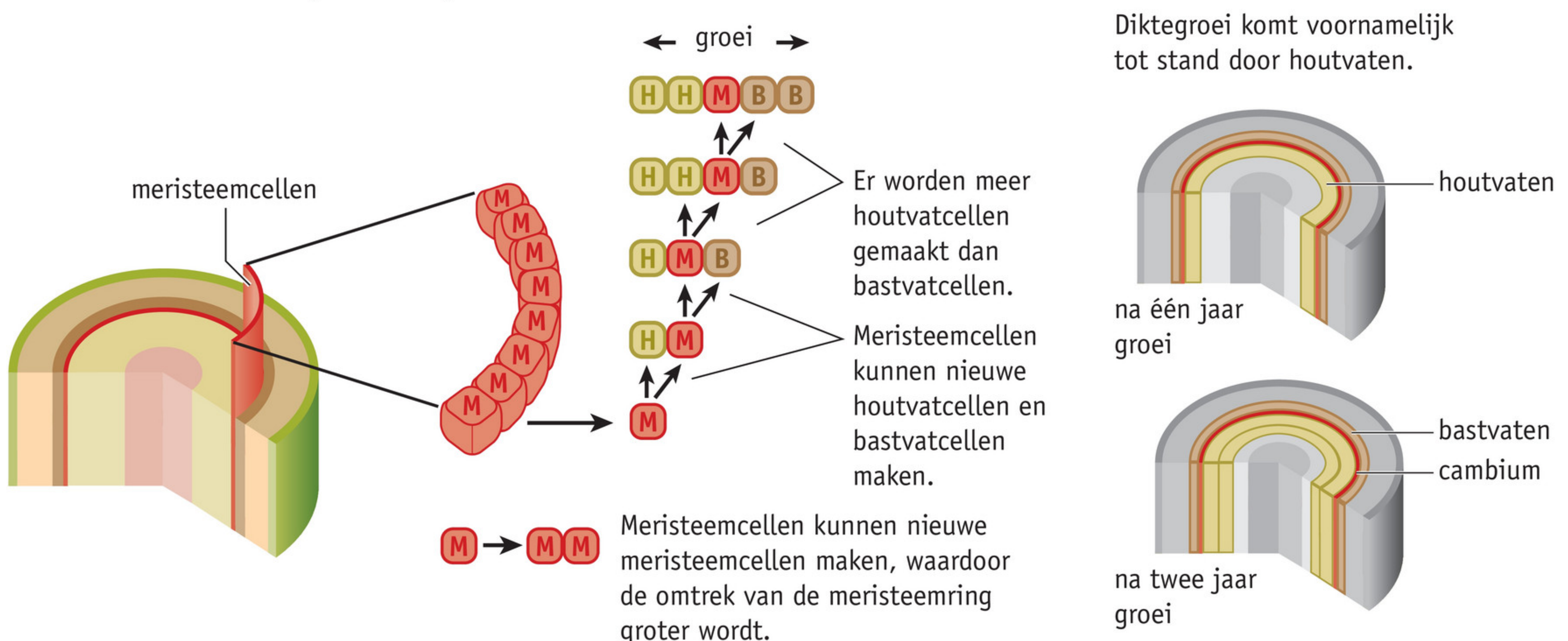
LENGTE- EN DIKTEGROEI

In houtachtige planten vindt zowel lengte- als diktegroei plaats. Lengtegroei vindt plaats in de jongste delen: de stengeltop en de worteltop (zie afbeelding 4). Diktegroei vindt vooral plaats in een ringvormig meristeem dat **cambium** heet (zie afbeelding 5). Planten groeien in de dikte doordat cellen in het cambium zich delen. Na elke deling blijft één van de twee dochtercellen in het cambium liggen; de andere komt erbuiten te liggen. Naar binnen toe vormt het cambium houtcellen en naar buiten toe bastcellen.

► **Afb. 4** Lengtegroei en celspecialisatie in een worteltop (schematisch).

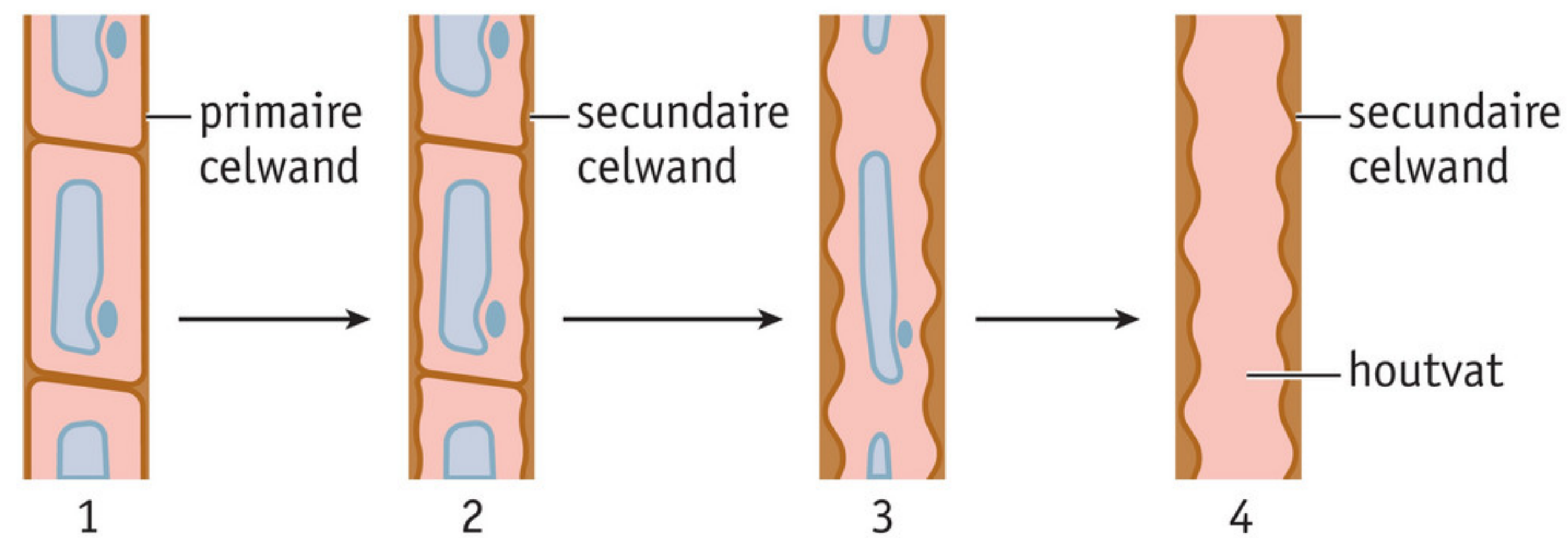


▼ **Afb. 5** Diktegroei: het ontstaan van houtcellen en bastcellen (schematisch).

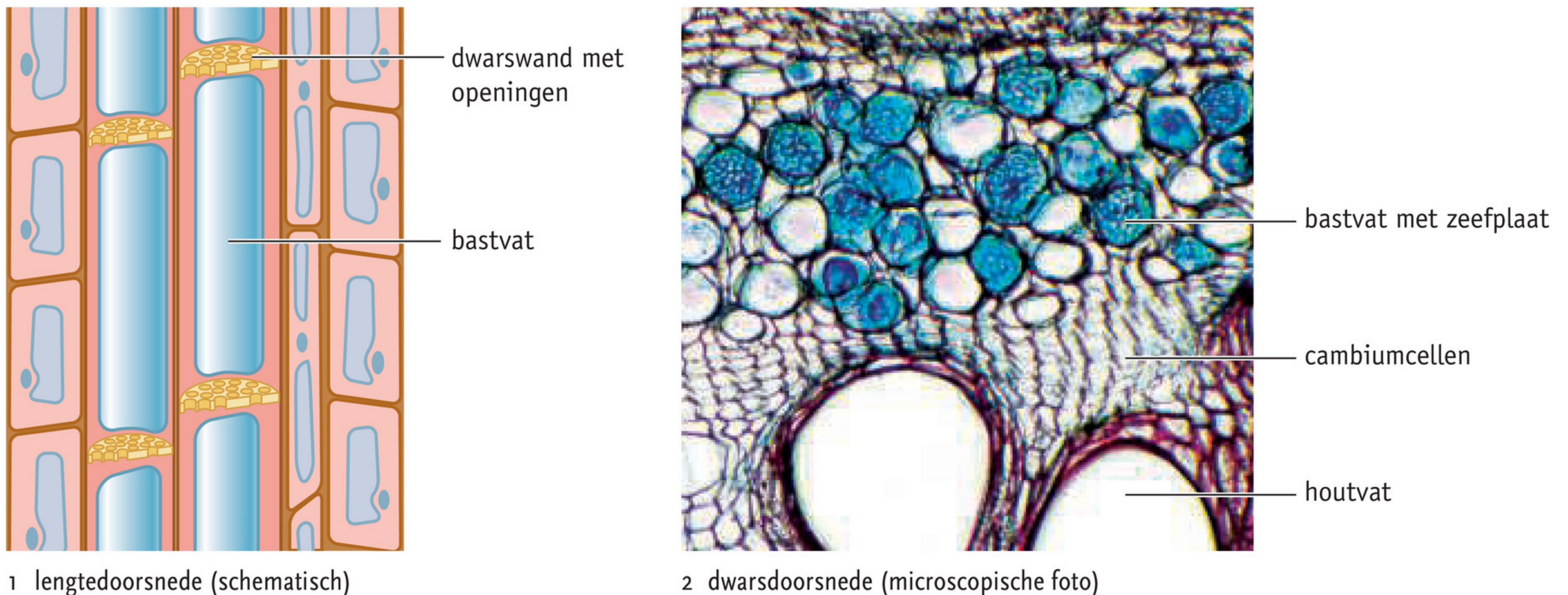


Houtvaten ontstaan uit boven elkaar gelegen houtcellen. De houtcellen zetten tegen de verticale primaire celwanden dikke secundaire celwanden af van cellulose en houtstof (lignine). De dwarswanden tussen boven elkaar liggende houtcellen verdwijnen onder invloed van enzymen en ten slotte verdwijnen ook de cellen zelf (zie afbeelding 6). Bij bastvaten verdwijnen de dwarswanden tussen de cellen niet, maar komen er openingen in (zeefplaat; zie afbeelding 7). De cellen verdwijnen niet, wel de celkernen. Daardoor leven bastvatcellen betrekkelijk kort. Dode bastvaten worden dichtgedrukt.

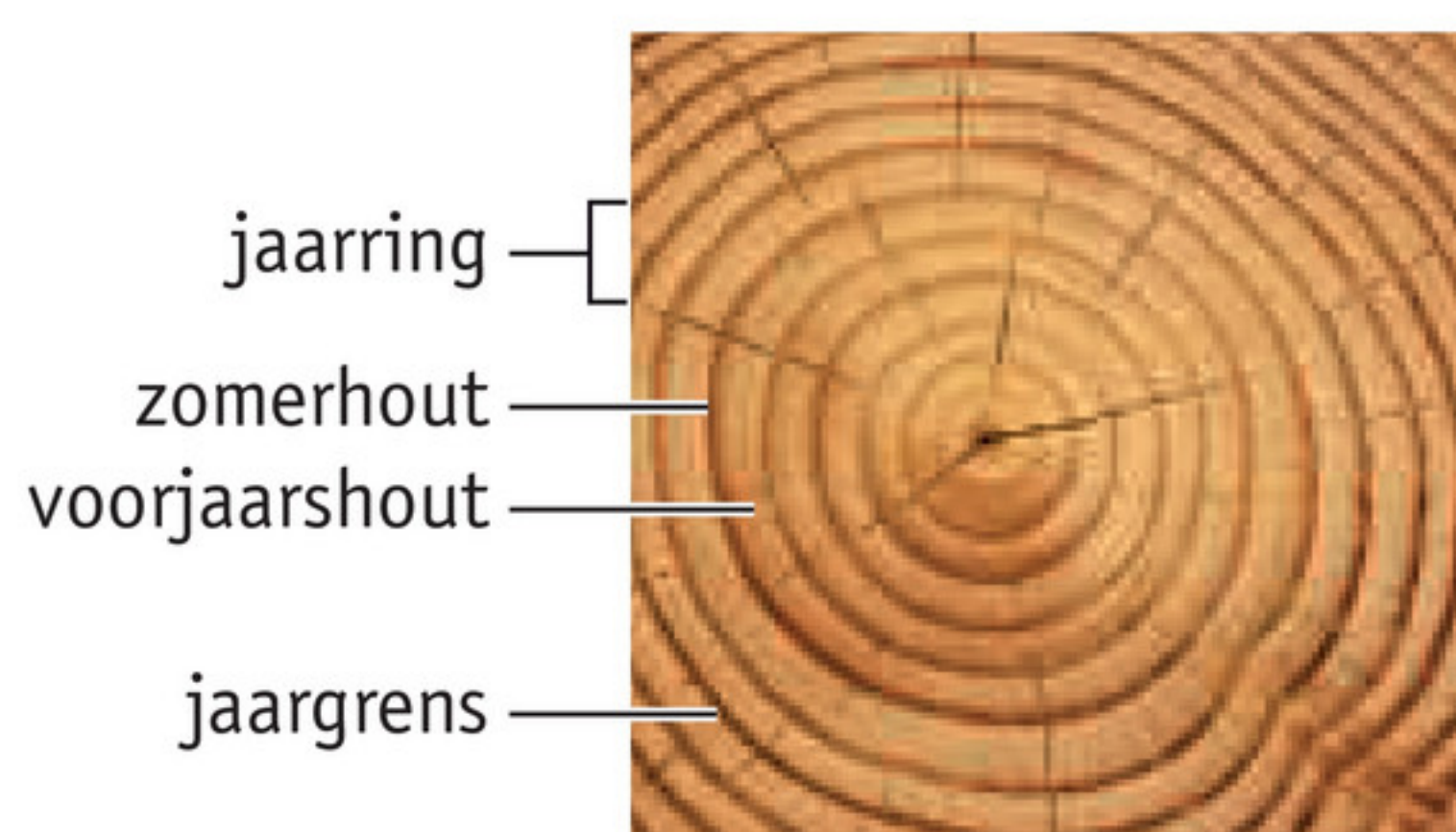
- **Afb. 6** Het ontstaan van een houtvat (lengtedoorsnede, schematisch).



- ▼ **Afb. 7** Bastvaten.



- ▼ **Afb. 8** Jaarringen.



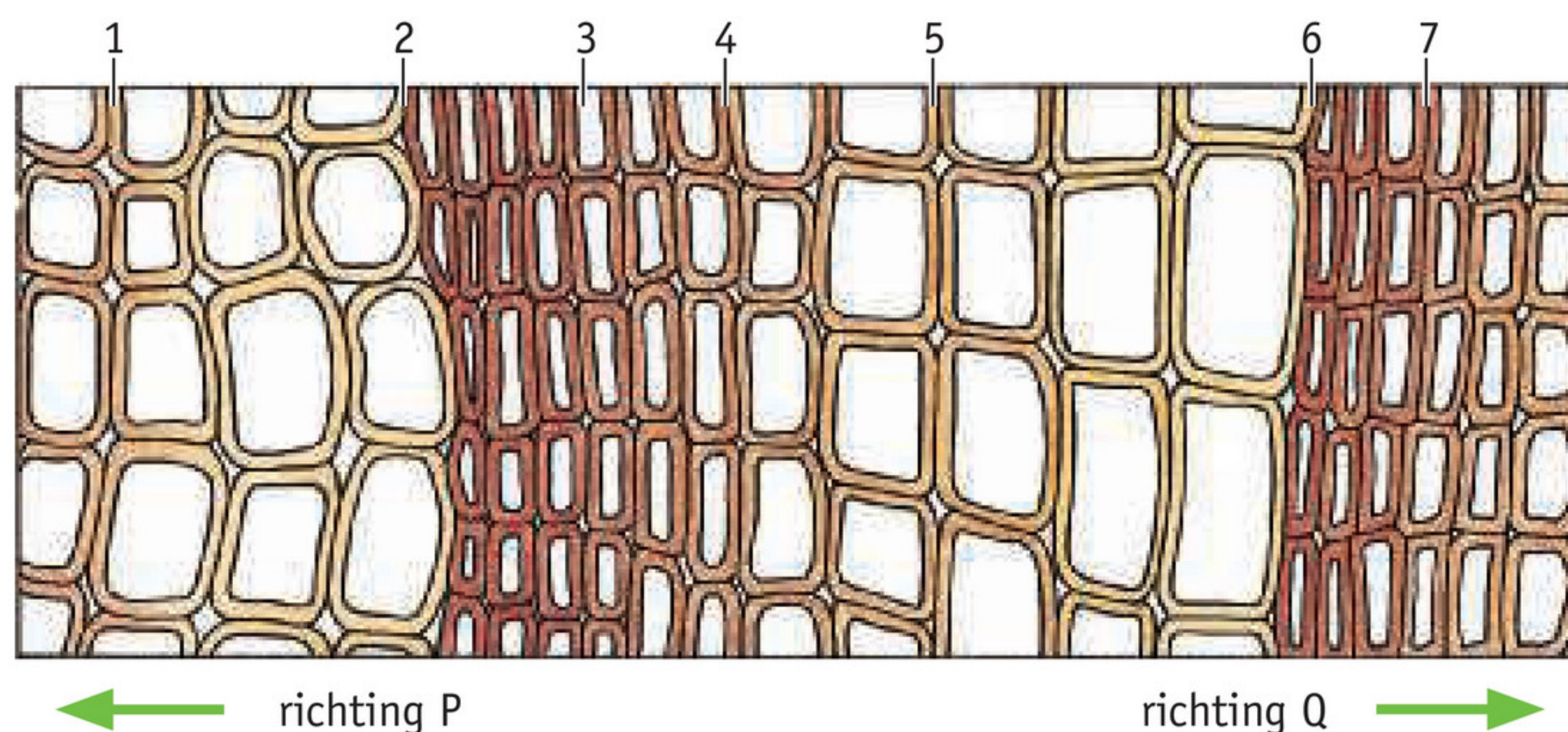
Uit het cambium ontstaan veel meer houtcellen dan bastcellen. Elk jaar ontstaat zo een laag hout en een dun laagje bast. Al het hout dat gedurende één jaar is gevormd, heet een **jaarring**. Jaarringen zijn zichtbaar doordat bomen en struiken in het voorjaar groeien en in de winter niet (zie afbeelding 8). In het voorjaar ontstaan wijde houtvaten met dunne wanden (voorjaarshout) die veel water en opgeloste stoffen kunnen vervoeren. In de zomer ontstaan steeds nauwere houtvaten met steeds dikkere wanden (zomerhout). De scherpe overgang tussen het donkere zomerhout en het lichte voorjaarshout is de **jaargrens**. In de bast zijn geen jaarringen te onderscheiden, doordat de bastvaten snel worden samengedrukt.

opdrachten

- Anna heeft tien jaar geleden op 1 m hoogte haar naam in de stam van een boom gekerfd. Deze boom groeit in de lengte met een snelheid van 12 cm per jaar.
 - Hoe hoog verwacht je dat haar naam nu in de stam van de boom staat? Leg je antwoord uit.
 - De jaarringen in een boomstam zijn niet alle even dik (zie afbeelding 8). Waarmee hangt de dikte van een jaarring samen?
 - Hoe komt het dat het cambium bij de diktegroei niet scheurt?

- 2 Met behulp van een houtboor werd een uitgeboorde kern van een nog levende boom bestudeerd. Van deze kern werd een schematische tekening gemaakt (zie afbeelding 9).
- Bij welke nummers bevinden zich jaargrenzen?
 - De jaarring tussen deze jaargrenzen is in 2017 gevormd. Bij welk nummer bevindt zich de jaarring die in 2016 is gevormd?
 - In welke richting bevindt zich het midden van de stam? En in welke richting bevindt zich het cambium?

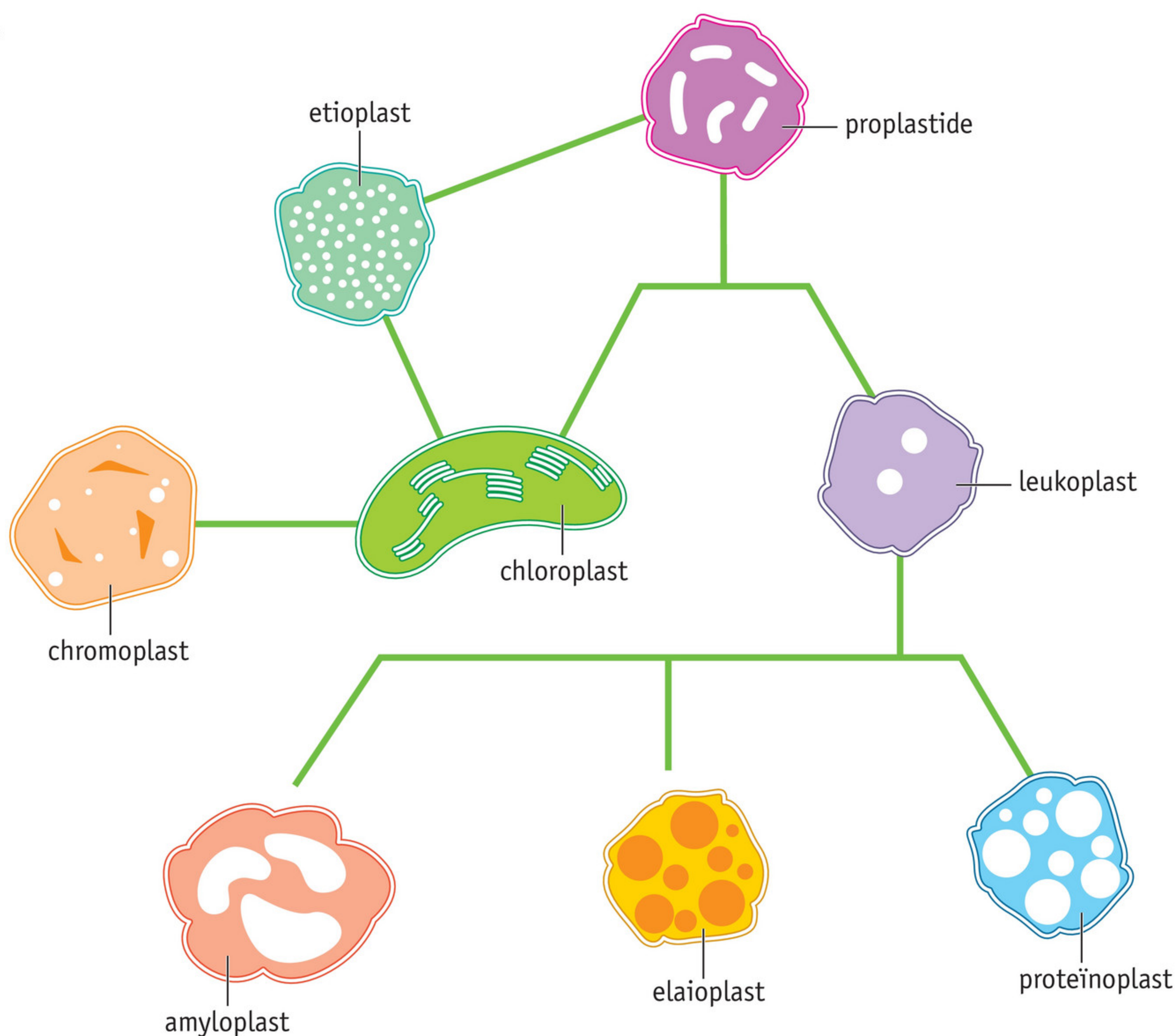
► **Afb. 9** Schematische tekening van een deel van een uitgeboorde kern.



PLASTIDEN

In cellen van planten en algen kunnen **plastiden** voorkomen: celorganellen die een functie hebben bij de fotosynthese, het lokken van insecten en het opslaan van reservestoffen. Plastiden worden gevormd uit proplastiden die zich, evenals stamcellen, bevinden in het meristeem (zie afbeelding 10).

► **Afb. 10** De vorming van plastiden.



In het donker worden etioplasten gevormd. Dit zijn bladgroenkorrels die nog niet aan licht zijn blootgesteld. In het licht ontstaan hieruit chloroplasten (bladgroenkorrels) die zorgen voor de groene kleur en belangrijk zijn voor de fotosynthese. Chromoplasten (kleurstofkorrels) hebben zich ontwikkeld uit chloroplasten. Een leukoplast is kleurloos en is gespecialiseerd in het opslaan van zetmeel (amyloplasten), olie (elaioplasten) of eiwitten (proteïnoplasten).

Plastiden kunnen, afhankelijk van de omstandigheden, in een ander type overgaan. Bij een aardappel die aan licht wordt blootgesteld, veranderen de amyloplasten in chloroplasten. Chloroplasten kunnen veranderen in leukoplasten of andersom. Bij een rijpende tomaat worden chloroplasten omgezet in rode chromoplasten.

opdracht

- 3 Door groei van een plant neemt het gewicht toe. Daarbij wordt een onderscheid gemaakt in de toename van drooggewicht en versgewicht. Het drooggewicht van een plant is het gewicht nadat alle water eraan is onttrokken. Het versgewicht van een plant is het gewicht inclusief water.
- a Etioleren is een vorm van tuinbouw waarbij planten zoals witlof en asperge (zie afbeelding 11) zich in het donker ontwikkelen. Neemt bij tuinbouw in het donker het versgewicht van de planten toe? En het drooggewicht? Leg je antwoord uit.
 - b In het donker vindt er bij witlof en aspergeplantjes meer celstrekking plaats dan in het licht. Bij welke planten neemt het versgewicht het snelst toe: bij planten die in het licht groeien of bij vergelijkbare planten die in het donker groeien? Leg je antwoord uit.
 - c Wanneer witlof boven de grond komt, wordt het groen. Leg dat uit.

► **Afb. 11** Geëtiolerde planten.



CONTEXT

Beroep

Dendrochronoloog

▼ **Afb. 12** Esther Jansma.



Esther Jansma is onderzoeker bij de Rijksdienst voor het Cultureel Erfgoed, wetenschappelijk directeur van de Stichting Nederlands centrum voor Dendrochronologie en bijzonder hoogleraar dendrochronologie aan de Universiteit Utrecht. Ze ontwikkelde een internationaal digitaal archief voor dendrochronologie.

Dendrochronologen dateren hout. Hiermee kun je de ouderdom van houten voorwerpen vaststellen. Aan de hand van een antiek kastje in haar huis legt Esther uit hoe het werkt. 'Met een scheermes maak je poeder van wat krijt, en dat klop je in de achterkant van het kastje. Zo zie je duidelijk de jaarringen in het hout. Aan de breedte van die ring kun je zien onder wat voor omstandigheden hij is gevormd.' Ze gaat langs de houtnerf met haar vinger. 'Dikke en dunne groeilaagjes, vertaald naar goed weer en minder goed weer, die samen een soort streepjescode vormen. De volgorde van het weer herhaalt zich niet: honderd jaar neerslag en temperatuur komen in die afwisseling maar één keer voor. De patronen van ringbreedten in bomen noemen we jaarringpatronen. En die kun je allemaal bij elkaar zetten: zo maak je een groeikalender die duizenden jaren kan teruggaan.'

opdrachten

- 4 Zoek op wat het doel is van de Rijksdienst voor het Cultureel Erfgoed.
- 5 Esther Jansma is naast dendrochronoloog ook bijzonder hoogleraar in de paleo-ecologie.
Zoek op wat paleo-ecologie inhoudt.
- 6 Leg uit dat het voor dendrochronologen belangrijk is dat het wortelstelsel nog aan de stam zit.
- 7 Vroeger werd er op houten panelen geschilderd. Soms is het moeilijk te achterhalen of het geschilderde werk van een meester of van een leerling is.
Leg uit hoe een dendrochronoloog dit soms wel kan bepalen.
- 8 Bomen en struiken groeien harder als de temperatuur hoger is.
Hoe kan dendrochronologie een bijdrage leveren aan klimaatonderzoek?

Leerdoelen

- Je kunt beschrijven hoe planten water met mineralen opnemen, transporteren en afgeven.
- Je weet hoe huidmondjes de gaswisseling van planten reguleren en dat de opname van koolstofdioxide in relatie staat met de afgifte van water.

2 Transport in planten

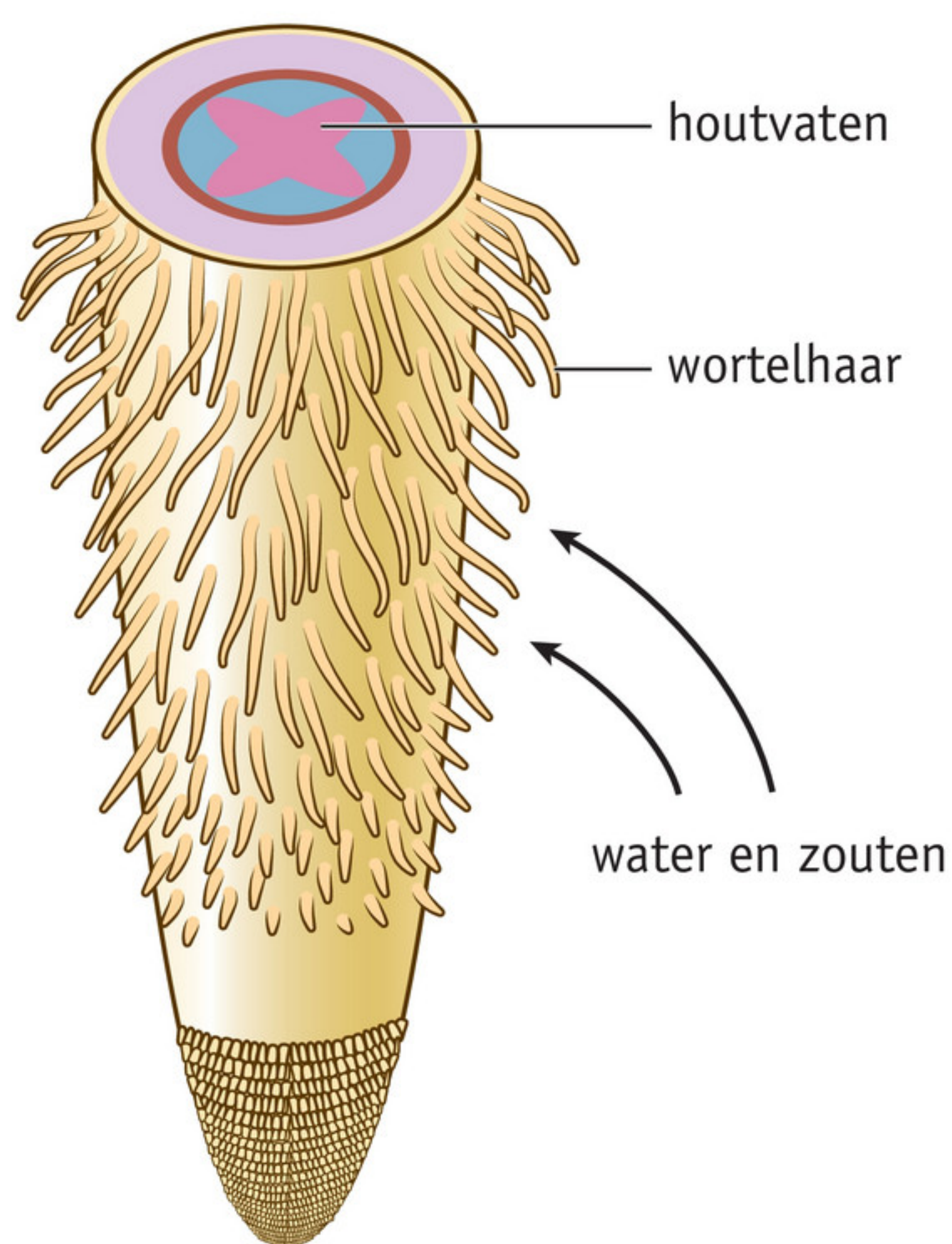
Een populier kan wel vijftienhonderd liter water per dag verbruiken. Dit water wordt allemaal door een natuurlijk pompsysteem omhooggewerkt. Dit systeem is echter niet grenzeloos. Daardoor kunnen bomen 'slechts' ongeveer honderddertig meter hoog worden.

OPNAME VAN WATER EN MINERALEN

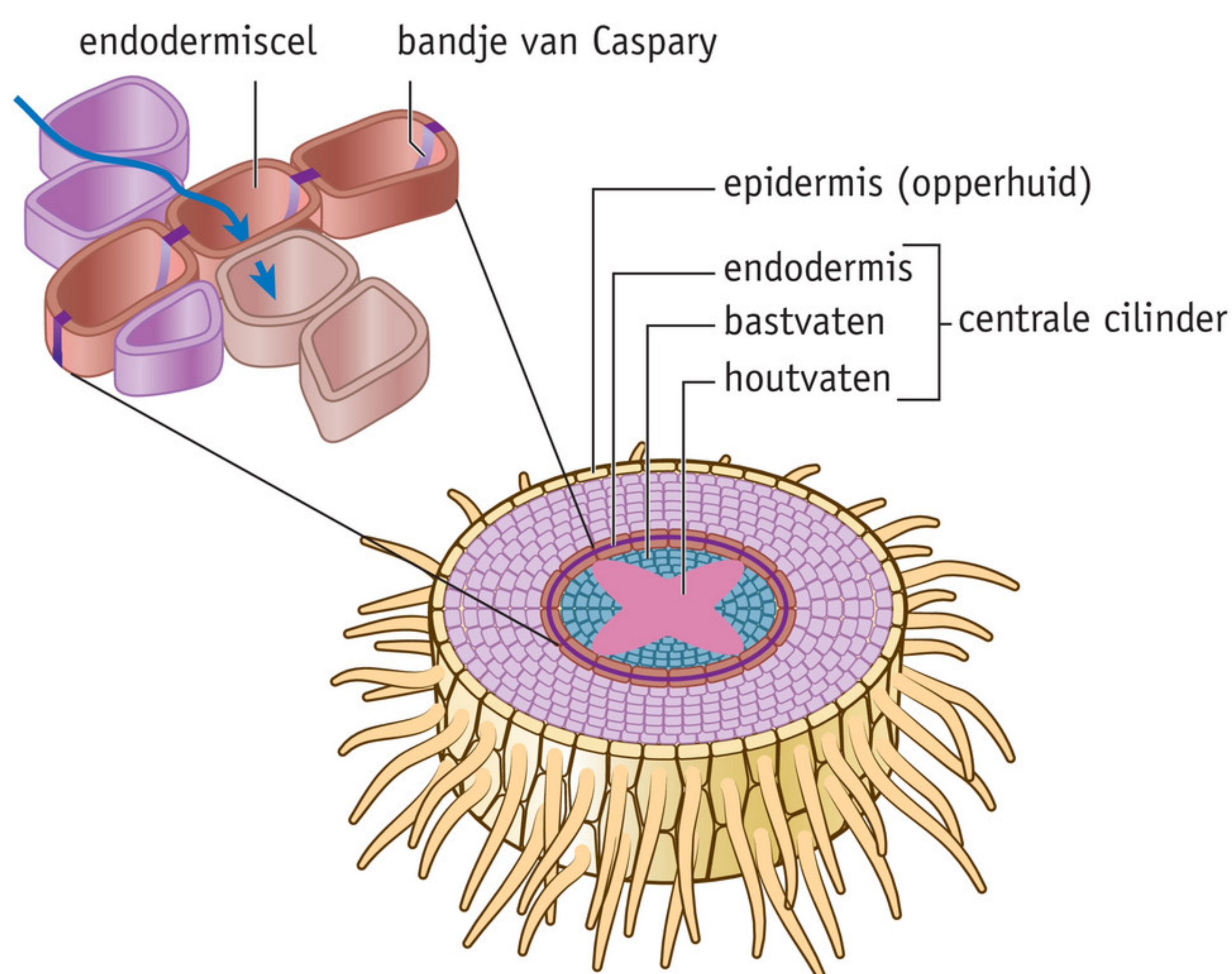
Het transport in zaadplanten vindt vooral plaats via houtvaten en bastvaten. De **houtvaten** vervoeren vooral water en zouten van de wortels via de stengels naar de bladeren. Dit is de anorganische sapstroom. **Bastvaten** vervoeren water en assimilatieproducten van de bladeren naar alle delen van de plant (de organische sapstroom).

Planten nemen via de wortels water en mineralen op. Dat gebeurt vooral via de worteluiteinden, waar cellen van de epidermis (opperhuid) zijn uitgegroeid tot **wortelharen**. Deze wortelharen zorgen voor fijne vertakkingen die het worteloppervlak sterk vergroten (zie afbeelding 13).

▼ Afb. 13 Een jonge wortel (schematisch).



1 buitenaanzicht

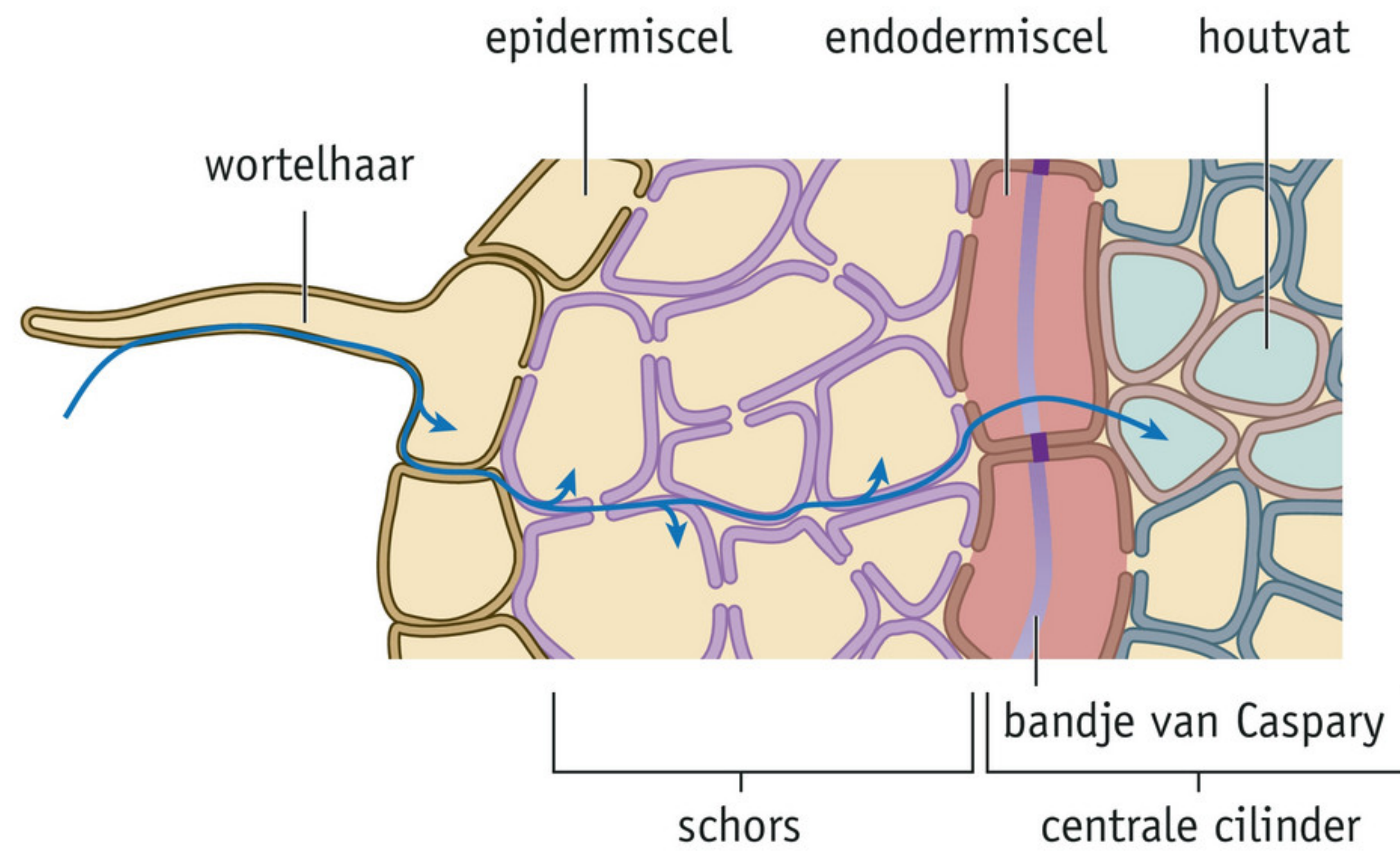


2 doorsnede

De houtvaten en bastvaten liggen in de **centrale cilinder**. De buitenste laag cellen van de centrale cilinder heet de **endodermis**. Deze zorgt voor de selectieve opname van mineralen.

Water met opgeloste mineralen wordt via de wortelharen opgenomen uit de bodem en diffundeert via de schors naar de endodermis. Dit gebeurt voornamelijk via de celwanden (zie afbeelding 14).

- **Afb. 14** Opname van water en zouten (schematisch).



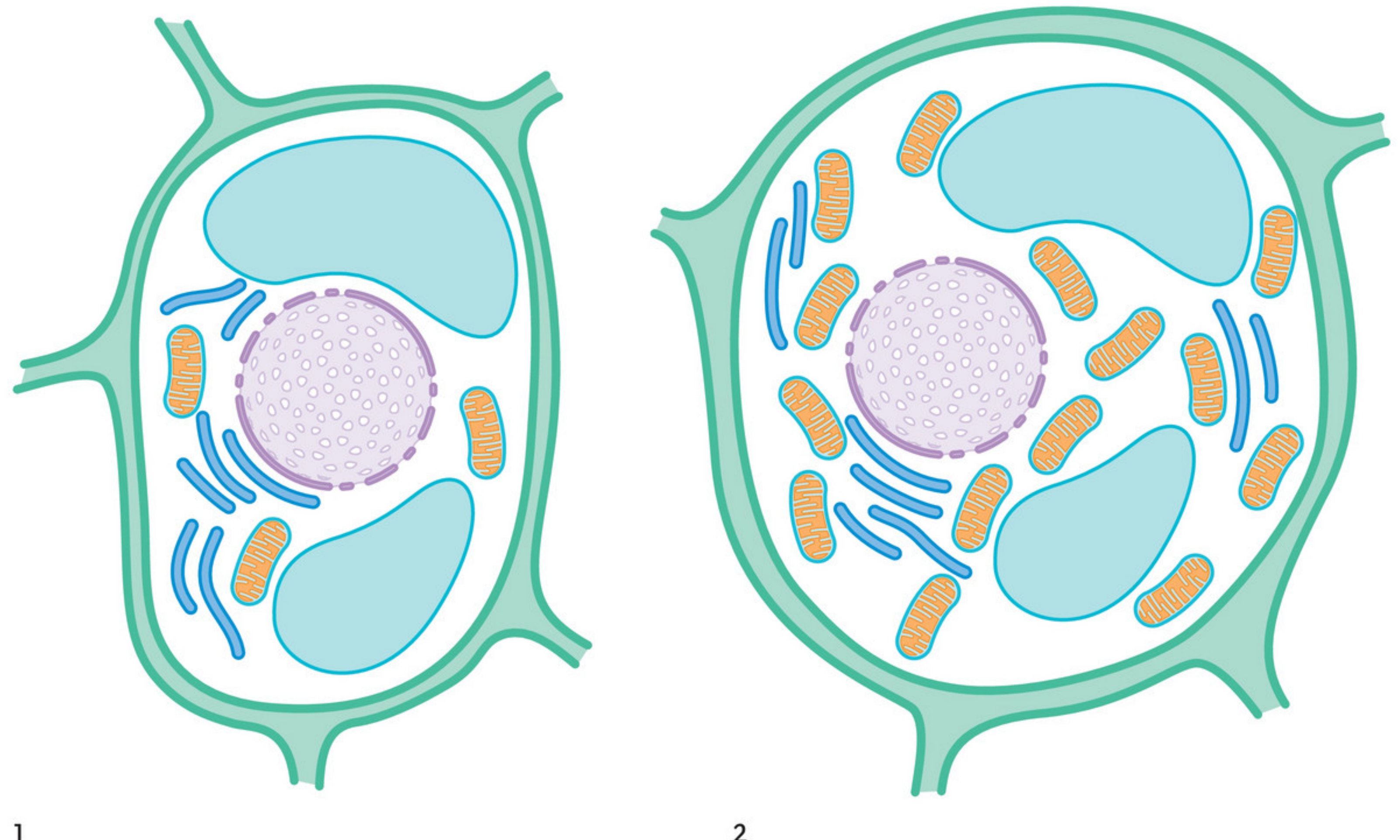
Deze zijn permeabel (doordringbaar) voor water en mineralen. In de celwanden van endodermiscellen bevindt zich het bandje van Caspary, dat impermeabel (ondoordringbaar) is voor water en mineralen. Dit bandje ligt in de zijkant, onderkant en bovenkant van de celwand (zoals het cement van een gemetselde muur). De enige manier om deze barrière tussen schors en centrale cilinder te passeren, is via de celwand aan de kant van de schors. Het celmembraan van de endodermiscellen transporteert actief mineralen van de wortelschors naar de centrale cilinder. Daardoor wordt de osmotische waarde in de centrale cilinder hoger dan die in de schors. Door osmose diffundeert er vervolgens water naar de centrale cilinder. De bandjes van Caspary verhinderen dat het water met opgeloste mineralen vanuit de centrale cilinder kan terugstromen naar de schors. Het water met de opgeloste mineralen stijgt daardoor in de houtvaten. Dit verschijnsel wordt **worteldruk** genoemd.

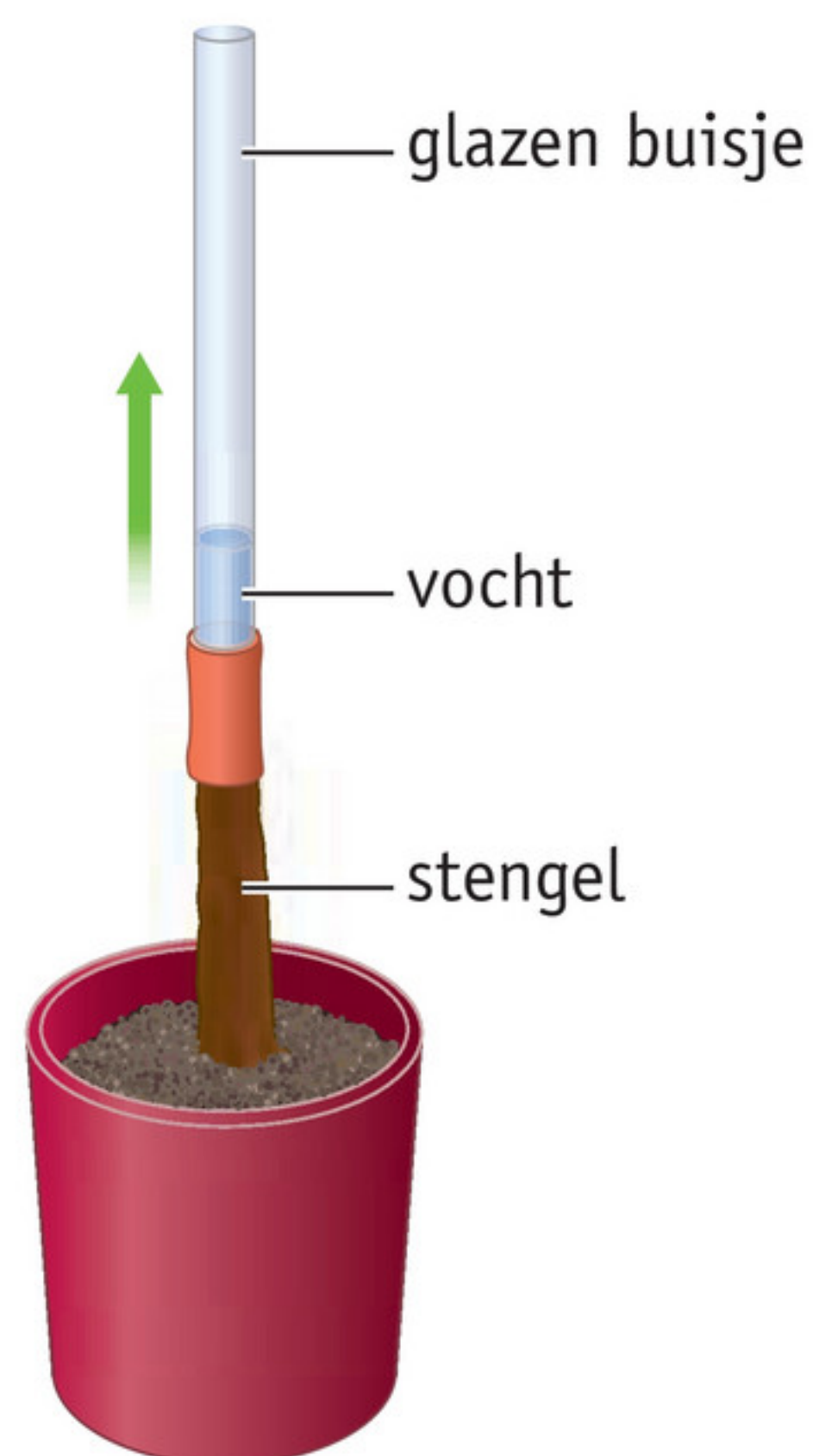
► PRACTICUMOPDRACHT 3

opdrachten

- 9 Afbeelding 15 is een schematische tekening van twee cellen van een wortel. Welke cel is een endodermiscel? Leg uit waaraan je dit kunt zien.

- **Afb. 15** Cellen in de wortel.



▼ **Afb. 16** Proefopstelling.

- 10 In afbeelding 16 is een proefopstelling getekend waarmee worteldruk kan worden aangetoond. Het vocht in het glazen buisje stijgt.
- Stel dat de aarde in de pot geen mineralen bevat. Zal dan hetzelfde resultaat optreden? Leg je antwoord uit.
 - Stel dat de aarde in de proefopstelling doordrenkt is met water. Zal dan hetzelfde resultaat optreden? Leg je antwoord uit.

WATERPOTENTIAAL

Water in een cel met een lage osmotische waarde verplaatst zich via een celmembraan naar een aanliggende cel met een hogere osmotische waarde. Waterverplaatsing in een cel hangt ook af van de druk in een cel (turgor). Bij gelijke osmotische waarde zal water in een cel met hoge druk zich verplaatsen naar een cel met een lagere druk. De verplaatsing van water in planten en dieren wordt verklaard en bepaald met de **waterpotentiaal**. Deze is onder andere afhankelijk van de osmotische druk en de turgordruk en wordt weergegeven met de formule:

$$\psi_w = \psi_s + \psi_p$$

Hierin is:

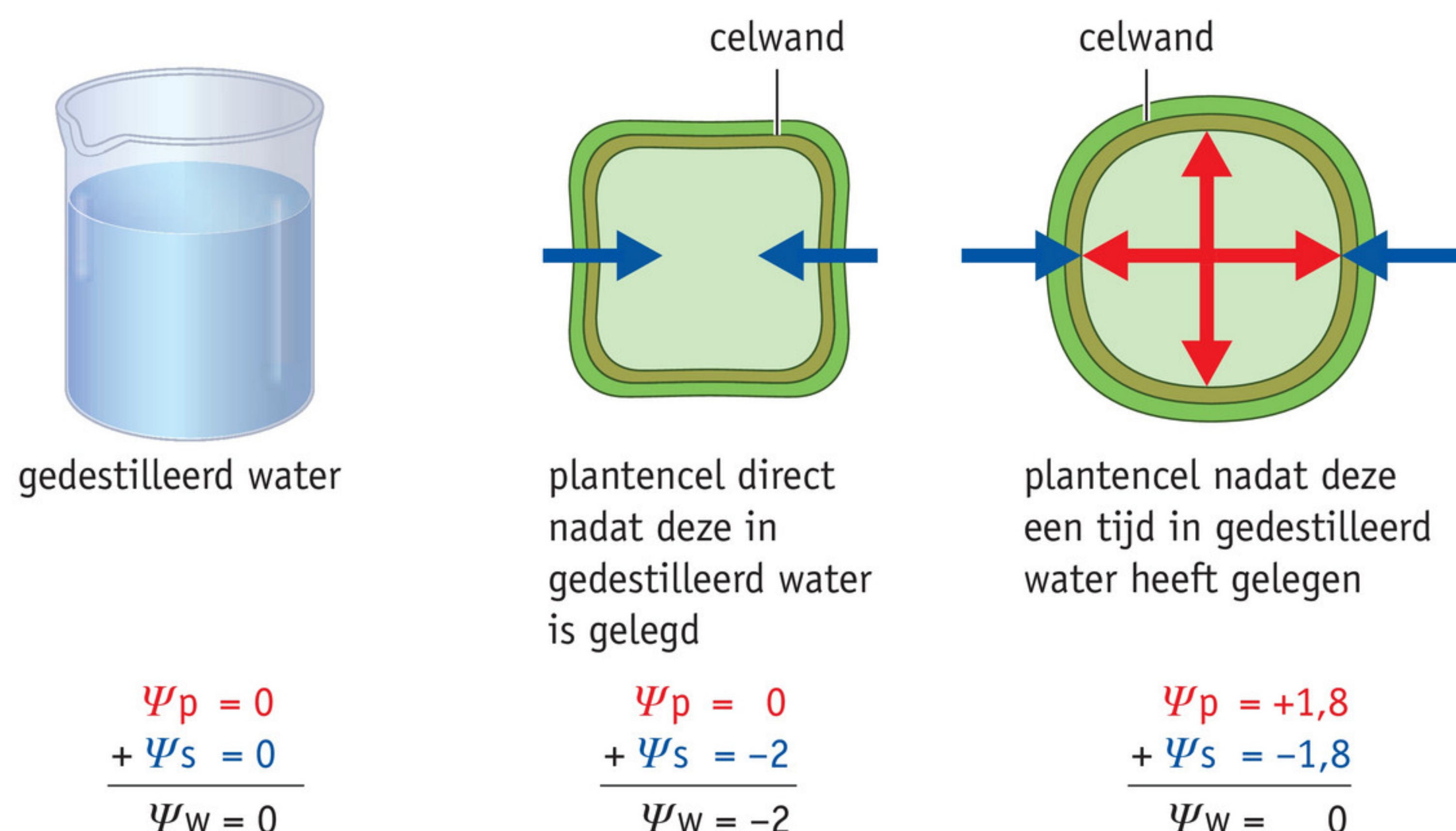
ψ_w = waterpotentiaal

ψ_s = osmotisch potentiaal

ψ_p = drukpotentiaal (turgordruk)

De waterpotentiaal wordt uitgedrukt in de eenheid megapascal (MPa). De waterpotentiaal van zuiver water bij een druk van 1 atmosfeer (atm) is 0 MPa. Het oplossen van stoffen in water bij 1 atm verlaagt de waterpotentiaal en maakt ψ_s negatief, terwijl de toename van de druk de waterpotentiaal verhoogt (maakt ψ_p positief). Naarmate de concentratie opgeloste stof lager is en de druk in de oplossing hoger, is de waterpotentiaal van die oplossing hoger. Uit de formule blijkt verder dat twee oplossingen met verschillende concentraties dezelfde waterpotentiaal kunnen hebben. De druk in deze oplossingen is dan verschillend.

Water beweegt van een hogere waterpotentiaal naar een lagere waterpotentiaal. Oplossingen in levende cellen hebben een negatieve waterpotentiaal ten opzichte van zuiver (gedestilleerd) water. Watermoleculen stromen dan van zuiver water naar de cel. Doordat meer water de cel binnenstroomt, zal de osmotische waarde in de cel afnemen en de druk toenemen. Dit zal net zolang doorgaan totdat de waterpotentiaal binnen en buiten de cel gelijk is geworden (zie afbeelding 17).

► **Afb. 17** Waterpotentiaal.

opdrachten

- 11** Een plantencel wordt in zuiver (gedestilleerd) water gelegd. De druk in de cel is 0,3 MPa en de druk van de opgeloste deeltjes in de cel is $-0,163$ MPa. Leg met behulp van een berekening uit hoe het water zich verplaatst.
- 12** In de winter wordt zout gestrooid op de wegen. Leg uit hoe dit de wateropname van barmplanten beïnvloedt.

STIJGENDE SAPSTROOM IN HOUTVATEN

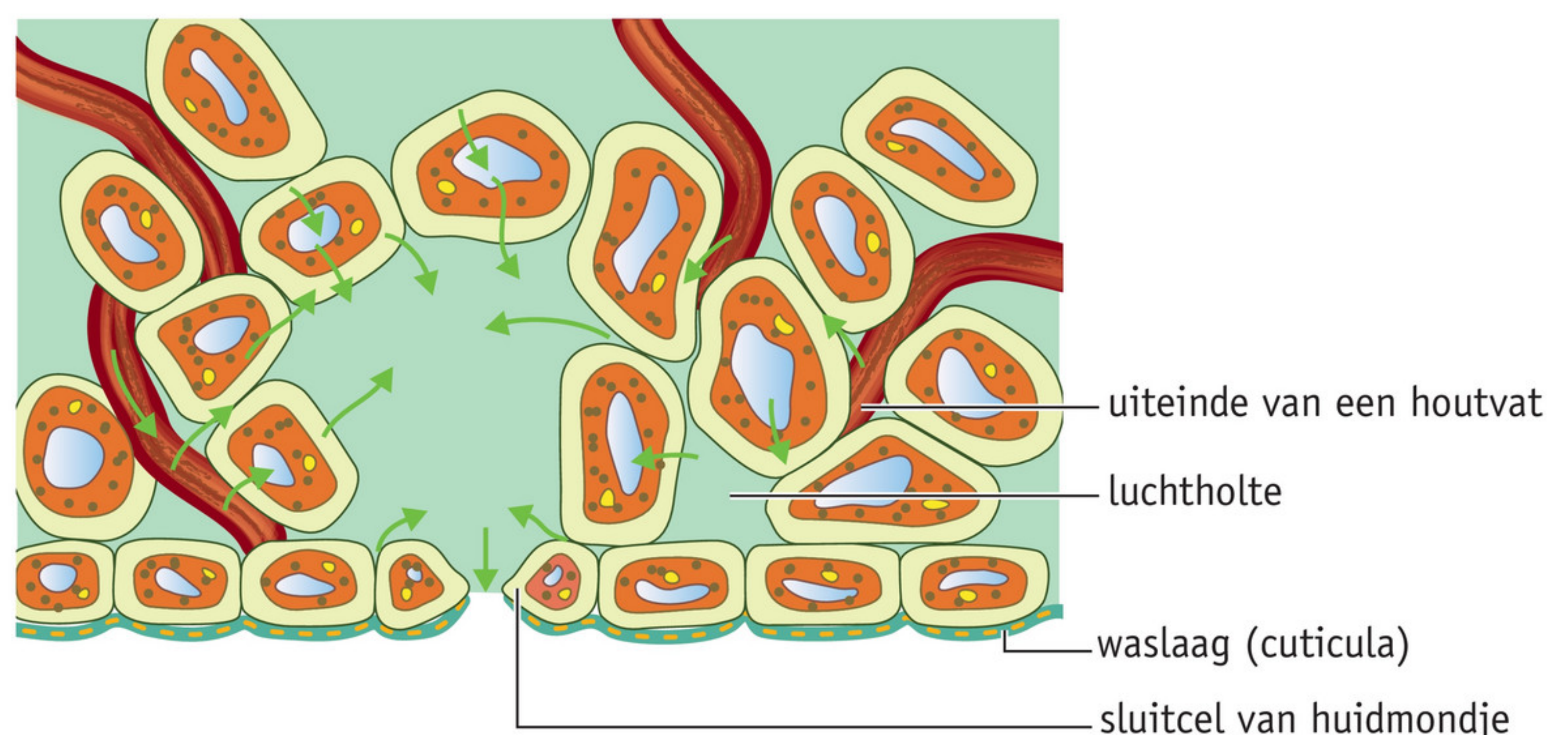
Het water met opgeloste mineralen gaat van de houtvaten in de centrale cilinder en de stengel naar de nerven van bladeren. De houtvaten vertakken zich door het gehele blad, waardoor dicht bij elke cel een houtvat ligt.

Het transport in houtvaten is voornamelijk het gevolg van verdamping van water uit de bladeren en van capillaire werking. De capillaire werking is mogelijk doordat de houtvaten nauw zijn. Watermoleculen trekken elkaar aan met **cohesiekrachten** en de watermoleculen 'plakken' aan de celwanden door **adhesiekrachten**. De cohesie- en adhesiekrachten zijn samen groter dan de zwaartekracht, waardoor het water omhoog wordt getransporteerd. Het watertransport wordt ook beïnvloed door een verschil in waterpotentiaal aan beide uiteinden van de houtvaten. Dat verschil ontstaat onder andere door verdamping van water uit de bladeren. Hierbij diffundeert waterdamp uit de luchtholten en intercellulaire ruimten van bladeren naar buiten via de **huidmondjes** (kleine openingen in de epidermis van blad of stengel). Daardoor zal water verdampen in de celwanden die grenzen aan de luchtholten (zie afbeelding 18). Dit water wordt door capillaire werking aangevuld vanuit de houtvaten in het blad en uiteindelijk vanuit de houtvaten in de stengel(s) en wortels.

Door verdamping ontstaat boven in de houtvaten een onderdruk, waardoor water door de houtvaten wordt gezogen. Je kunt dit vergelijken met het zuigen door een rietje. Deze stroming van water wordt de **verdampingsstroom** genoemd.

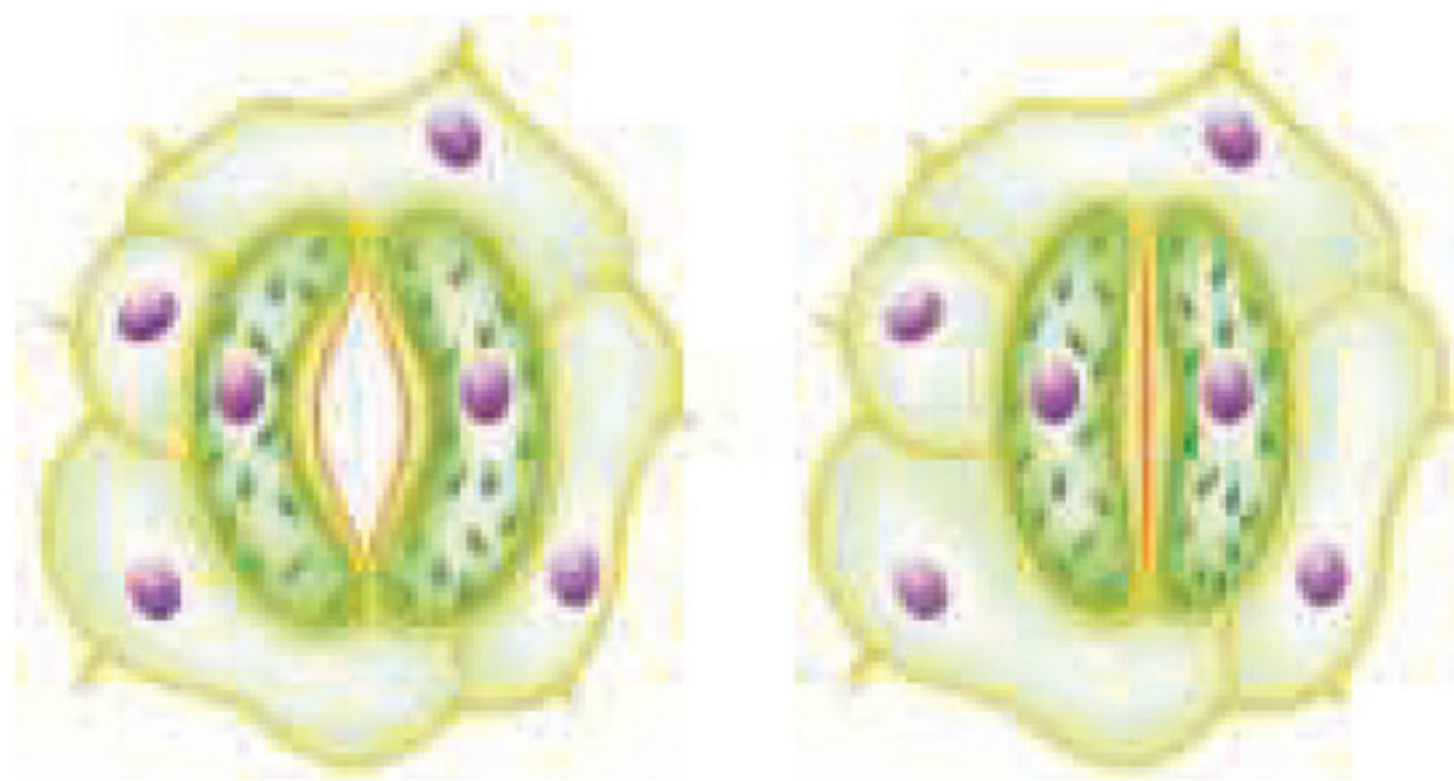
►► PRACTICUMOPDRACHT 4

► **Afb. 18** Verdamping uit een deel van een blad (schematisch).

**REGELING VAN DE VERDAMPING**

Bij planten wordt de mate van verdamping geregeld door het openen of sluiten van de huidmondjes. 's Nachts zijn vrijwel alle huidmondjes gesloten. Bij droge omstandigheden kunnen de huidmondjes ook overdag sluiten.

Het openen en sluiten van de huidmondjes gebeurt door een vormverandering van de **sluitcellen** (zie afbeelding 19). Als de turgor van de sluitcellen door watertekort afneemt, veranderen de sluitcellen zodanig van vorm dat de opening

▼ **Afb. 19** Huidmondje (schematisch).

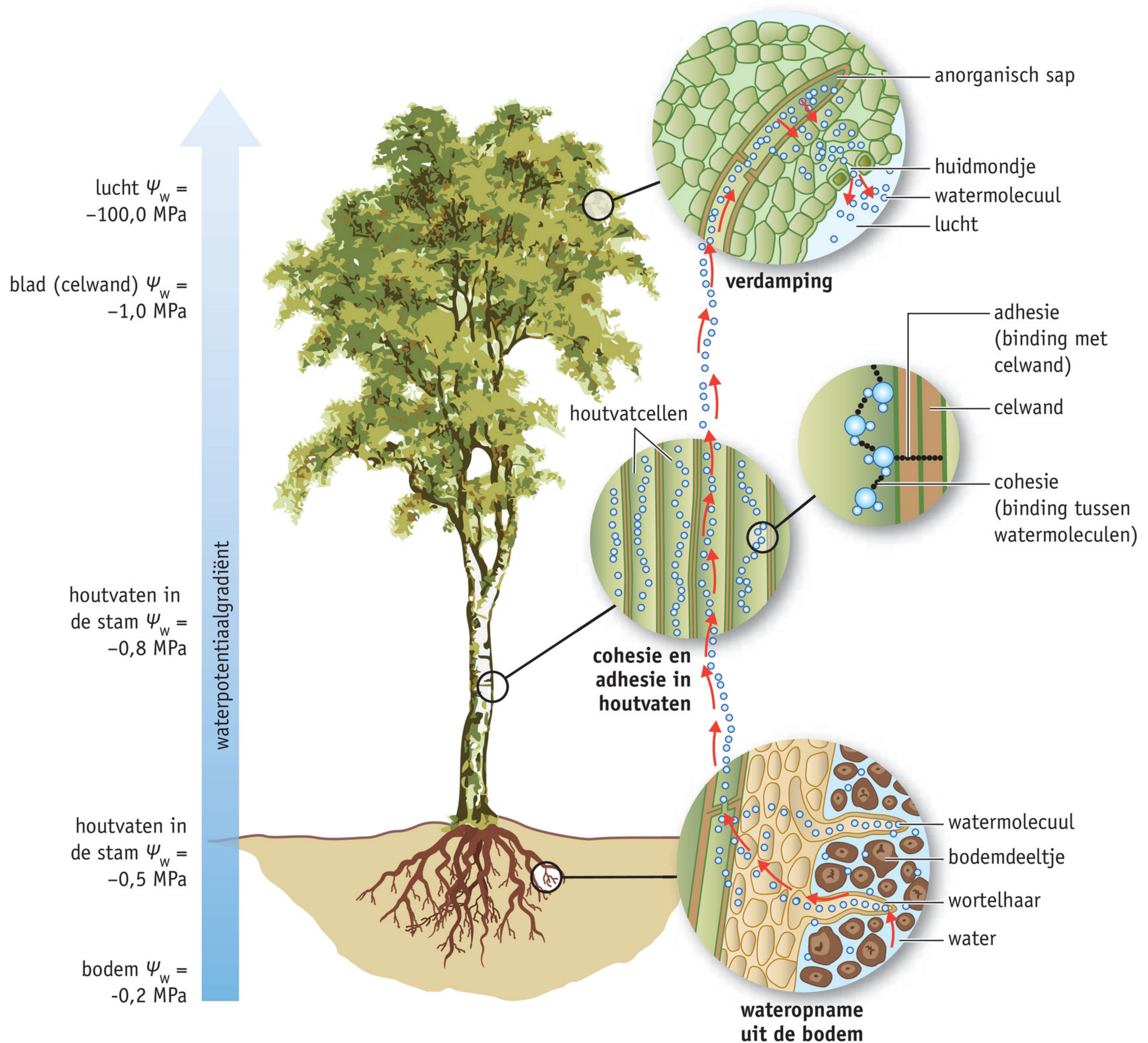
1 open

2 dicht

tussen de sluitcellen kleiner wordt en het huidmondje ten slotte dichtgaat. De plant zal daardoor minder vocht verliezen. Als de turgor van de sluitcellen door voldoende water toeneemt, wordt de opening tussen de sluitcellen groter, waardoor het huidmondje opengaat. De turgor van de sluitcellen is afhankelijk van de osmotische waarde van het vacuolevocht. De turgorveranderingen treden niet alleen op door verdamping, maar ook onder invloed van licht en door een verandering in het CO_2 -gehalte van de sluitcellen.

▼ **Afb. 20** Opwaartse sapstroom.

Doordat de worteldruk water maar enkele meters kan laten stijgen, speelt deze bij naaldbomen en bij loofbomen in de zomer een geringe rol. Het opwaartse transport van water en mineralen komt dan vooral tot stand door verdamping van water door de bladeren (zie afbeelding 20). In het voorjaar speelt de worteldruk bij loofbomen een grotere rol. Er zijn dan nog geen bladeren die de opwaartse sapstroom in stand kunnen houden.



opdrachten

- 13** Een maïsplant wordt na ongeveer vier maanden geoogst. Gedurende deze maanden heeft de plant minstens 60 L water opgenomen. De maïsplant weegt echter veel minder dan 60 kg.
- a** Wat is er met het grootste deel van het water gebeurd?
 - b** Geef twee andere processen waarvoor water is gebruikt.
 - c** Bij maïs wordt 's nachts het watertransport voornamelijk veroorzaakt door worteldruk. Leg uit hoe dat komt.
- 14** Veel struiken mag je niet in het voorjaar snoeien, omdat ze dan 'doodbloeden'.
- a** Leg uit wat er dan gebeurt.
 - b** Is de stijgende sapstroom een actief of een passief proces? Leg je antwoord uit.
 - c** Watertransport in een plant kun je zien als een fysiologisch of als een fysisch verschijnsel. Leg dit uit.

TRANSPORT IN BASTVATEN

Bastvaten transporteren organische producten van de fotosynthese door de gehele plant. Sap in de bastvaten bevat voornamelijk suiker (de disacharide sacharose). De concentratie sacharose kan soms wel 30% zijn. Daarnaast bevat bastsap ook andere stoffen, zoals mineralen, aminozuren en hormonen. De stroom gaat van een suikerbron naar plaatsen waar de suiker nodig is of waar die wordt opgeslagen. Bladeren, maar ook stengels zijn voorbeelden van een suikerbron. Daar wordt suiker gemaakt door ofwel fotosynthese ofwel de afbraak van zetmeel. Suiker wordt vervolgens via bastvaten vervoerd en opgeslagen in vruchten in de vorm van fructose en in groeipunten van wortels en stengels in de vorm van zetmeel. In het voorjaar verloopt het transport van suiker anders: dan wordt suiker niet door de bastvaten, maar door de houtvaten vervoerd. Het suikerrijke sap uit de wortels gaat dan via de houtvaten naar de groeiende delen, zoals knoppen.

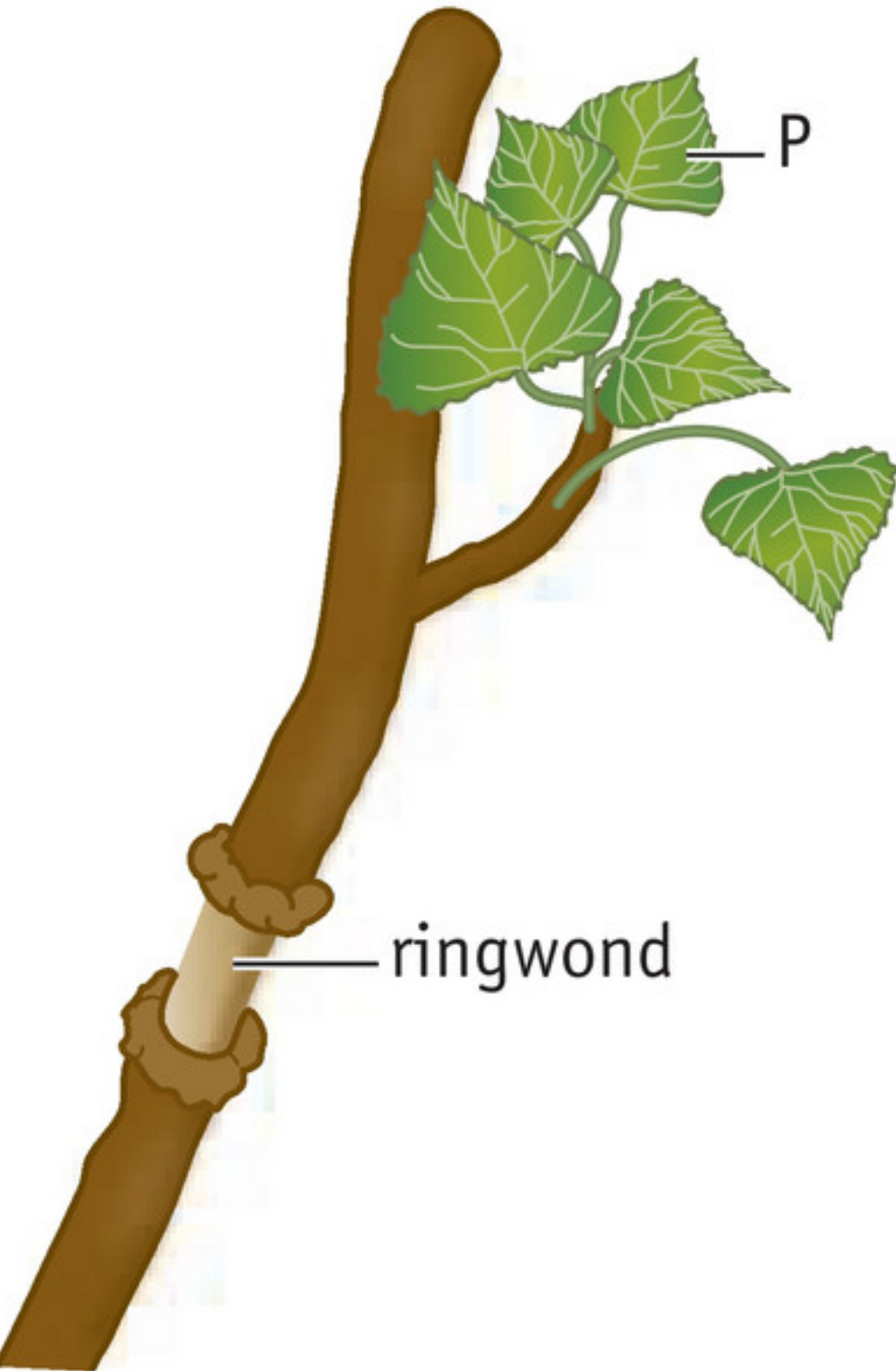
opdrachten

- 15** In de Verenigde Staten en in Canada wint men in het voorjaar, als de knoppen uitlopen, sap van de suikeresdoorn (*Acer saccharum*). Het suikerrijke vocht wordt verwerkt tot esdoornsiroop.
- a** Een toerist koopt in de zomer van 2017 esdoornsiroop die is gemaakt van sap dat in het voorjaar van 2017 is gewonnen. Wanneer is de koolstof voor de suikermoleculen in deze siroop door fotosynthese vastgelegd?
 - b** Via welke vaten is het vocht met de suikermoleculen naar buiten gestroomd?

▼ **Afb. 21** Samenstelling van sap uit een bastvat (gemiddeld).

Stof	Concentratie (g/L)
Sacharose	93,0
Aminozuren	5,2
Mineralen	4,49
Eiwitten	1,8
ATP	0,3
Plantenhormoon	0,00002
Overig	5,20998
Totaal aan droge stof	110,0

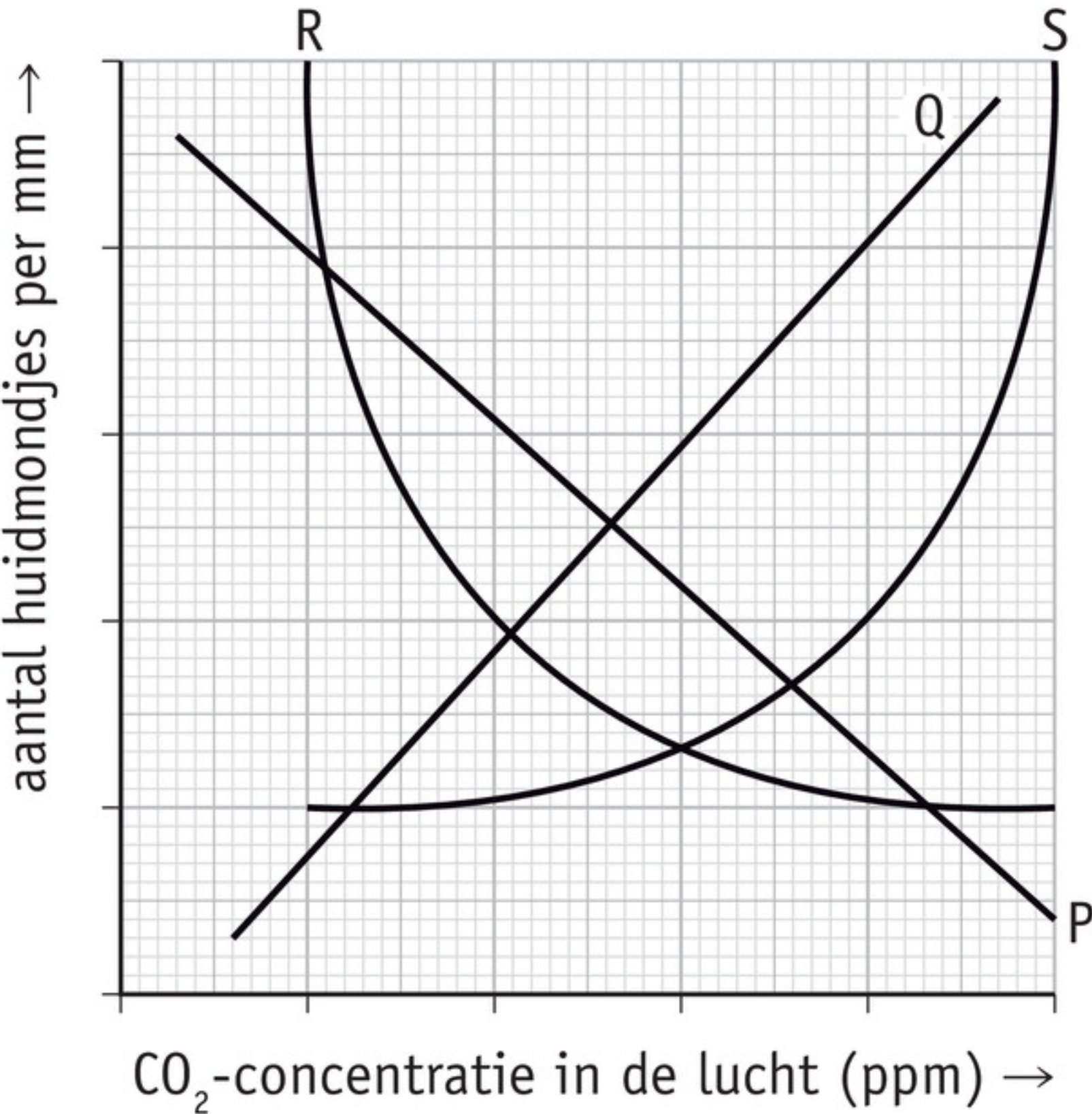
▼ **Afb. 22** Ringwondproef.



► **Afb. 23** Verband tussen de CO₂-concentratie in de lucht en het aantal huidmondjes per mm².

- 16 Bij een onderzoek naar de samenstelling van bastvatsap wordt gebruikgemaakt van bladluizen. Bladluizen zuigen bastvatsap uit planten. Wanneer het lichaam van de bladluis wordt gescheiden van de zuigbuis (die in het blad achterblijft), wordt via de zuigbuis bastvatsap naar buiten geperst.
- a Bladluizen zitten vooral aan de onderzijde van bladeren tegen de nerven en op stengels.
Leg uit waarom ze vooral op deze plaatsen zitten. Gebruik hiervoor je **Binas** (tabel 81E en 91A).
- b Bladluizen zuigen meer bastvatsap op dan ze nodig hebben voor hun suikervoorziening. Ze persen via de anale opening overtollig suikervocht weg.
Dit verschijnsel hangt samen met hun eiwitvoorziening. Leg dat uit met behulp van afbeelding 21.

- 17 Onderzoeker Marcello Malpighi voerde in de zeventiende eeuw een ringwondproef uit, waarbij in de zomer een stuk bast rondom een takje van een boom werd weggesneden (zie afbeelding 22). Als gevolg hiervan verdikte het weefsel boven de ring.
- a Malpighi voerde de ringwondproef ook uit in de winter.
Vond er wel of geen verdikking boven de ring plaats? Leg je antwoord uit.
- b Kunnen water en zouten uit de bodem blad P bereiken? Leg je antwoord uit.
- c Fruittelers maken soms ringwonden in takken van fruitbomen. Ze krijgen daardoor grotere vruchten. Leg dat uit.
- d Leg uit waardoor het weefsel boven de ring verdikt en onder de ring niet.
- 18 Friederike Wagner onderzoekt al jaren de relatie tussen het aantal huidmondjes in een blad en de CO₂-concentratie in de lucht. Het is bekend dat het aantal huidmondjes per oppervlakte-eenheid omgekeerd evenredig is met de CO₂-concentratie in de lucht.
- a Geef hiervoor een verklaring.
- b In afbeelding 23 is het theoretische verband tussen de CO₂-concentratie in de lucht en het aantal huidmondjes per vierkante millimeter weergegeven. Welke grafieklijn geeft dit verband correct weer?



Uit: pilot-examen havo 2011-2.

CONTEXT

Wetenschap

Weerbaar tegen droogte

▼ **Afb. 24** Een veld tomaten op een hete zomerdag.



Wetenschappers hebben tomatenplanten door middel van genetische modificatie weerbaarder gemaakt tegen droogte. De planten kregen een aangepast eiwit dat reageert op mandipropamid, een chemisch middel tegen schimmels. Onder invloed van deze stof sluit de plant zijn poriën, zodat water langer wordt vastgehouden.

Normaal gesproken sluiten planten hun poriën alleen als ze al bijna uitgedroogd zijn. Ze maken in dat geval het hormoon abscisinezuur aan, ook wel ABA genoemd. Die stof geeft het sein voor de sluiting van de poriën, waardoor er geen water meer naar buiten kan. ‘Als water schaars wordt, stoppen planten in feite met groeien om water te besparen,’ verklaart hoofdonderzoeker Sean Cutler van de Universiteit van Californië.

De wetenschappers kweekten enkele planten die zichzelf al bij voorbaat beschermen tegen droogte. In de genetische code van de planten pasten ze het eiwit aan dat gevoelig is voor abscisinezuur. Met de genetische modificatie zorgden ze ervoor dat de planten hun poriën niet meer sluiten door de aanmaak van het hormoon, maar door aanraking met mandipropamid.

Bron: www.nu.nl/wetenschap, 5 februari 2015.

opdrachten

- 19 **a** Wat is een andere term voor de ‘poriën’ van planten?
- b** Bij veel planten liggen de poriën voornamelijk aan de onderzijde van de bladeren.
Wat is hiervan het voordeel?
- c** Wat gebeurt er met de osmotische waarde in de sluitcellen bij langdurige droogte?

- 20 Abscisinezuur zorgt ervoor dat de huidmondjes sluiten. Dat is voordelig voor de plant, omdat het uitdroging voorkomt.
 - a** Leg uit dat dit ook een nadeel is voor de plant.
 - b** De huidmondjes van de planten uit het experiment reageren niet op zelf aangemaakt abscisinezuur, maar op de stof mandipropamid.
Wat is hiervan het voordeel?



▶▶ OLYMPIADE OPDRACHT 9

Leerdoelen

- Je kunt uit de opname en afgifte van zuurstof en koolstofdioxide door een plant de intensiteit van de fotosynthese (koolstofassimilatie) afleiden.
- Je kunt beschrijven hoe opslag van assimilatieproducten (organische stoffen) in planten plaatsvindt.

▼ **Afb. 25** Waterverlies door verdamping in één plant in één seizoen.

Plant	Verdamping (L)
Zwartoogboon (cowpea)	49,0
Aardappel	95,0
Graan	95,0
Tomaat	125,0
Maïs	206,0

► **Afb. 26** Doorsnede van een blad.

3 Assimilatie en dissimilatie

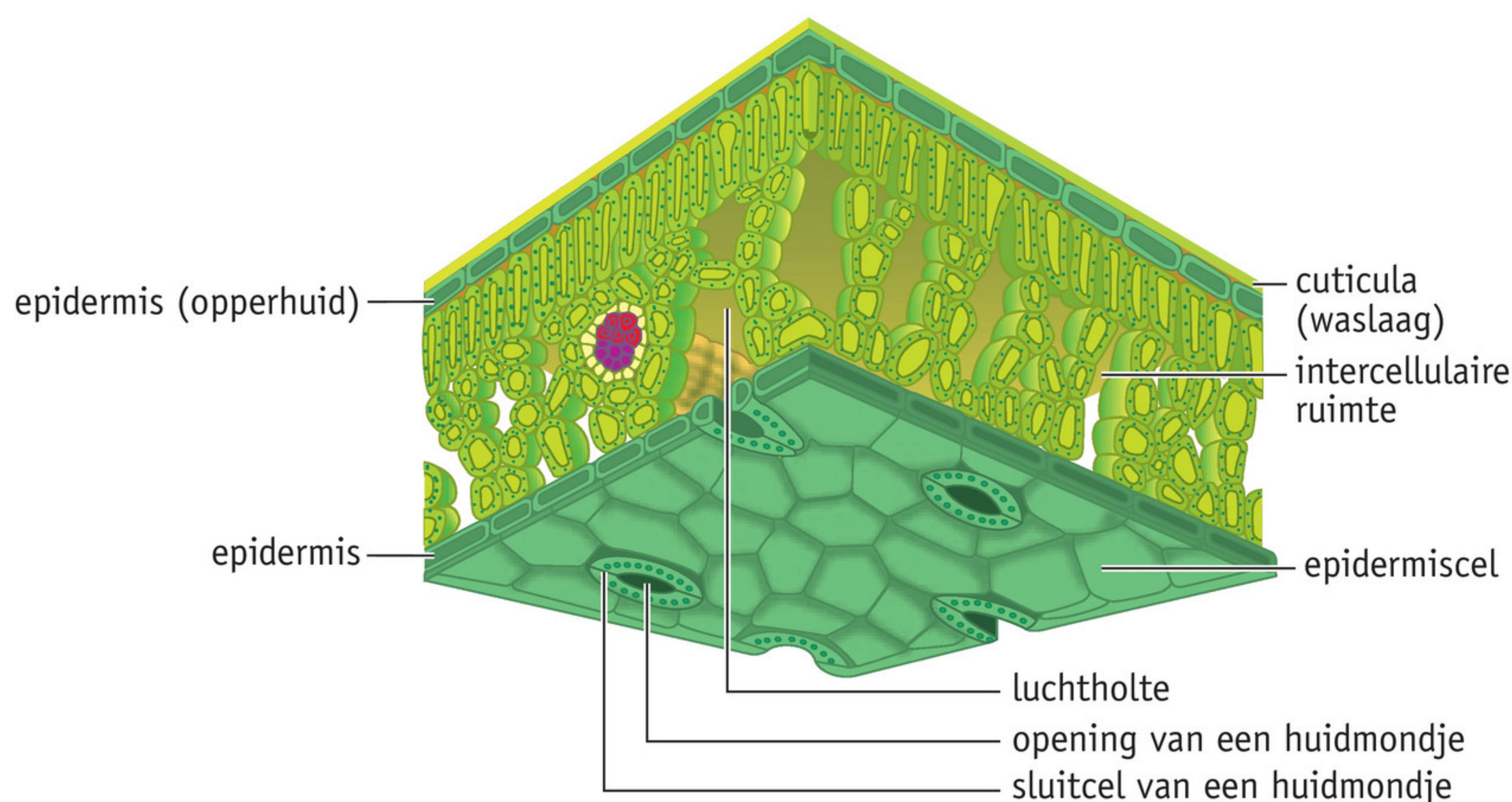
Planten staan bij langdurige droogte voor een dilemma: huidmondjes openen of sluiten? Bij het openen van huidmondjes neemt de plant koolstofdioxide op die hij gebruikt voor de fotosynthese. Maar hij verliest via de huidmondjes ook kostbaar water.

GASWISSELING

Voor hun fotosynthese hebben planten koolstofdioxide nodig en bij dit proces geven ze zuurstof af. De opname en afgifte van gasen wordt **gaswisseling** genoemd. De plant gebruikt de huidmondjes voor de gaswisseling. Naast koolstofdioxide hebben planten veel water nodig voor hun groei. Voor het maken van één kilogram plant is in de landbouw gemiddeld zeshonderd liter water nodig. Slechts een klein deel van het opgenomen water wordt gebruikt voor koolstofassimilatie en celstrekking. De rest verdampt via huidmondjes (zie afbeelding 25). Deze staan bij de meeste planten een groot deel van de dag open. Onder warme, droge of winderige omstandigheden verdampt een plant daardoor veel water. Door tijdens zulke omstandigheden de huidmondjes te sluiten, beperkt de plant het waterverlies, maar ook de koolstofassimilatie.

opdrachten

- 21 Leg uit dat het overdag sluiten van de huidmondjes de groei van planten beperkt.
- 22 In afbeelding 26 zie je de doorsnede van een blad.
 - a De meeste bladeren hebben een groot oppervlak. Waar bevindt zich dit grote oppervlak?
 - b Welke twee voordelen heeft dit grote oppervlak?

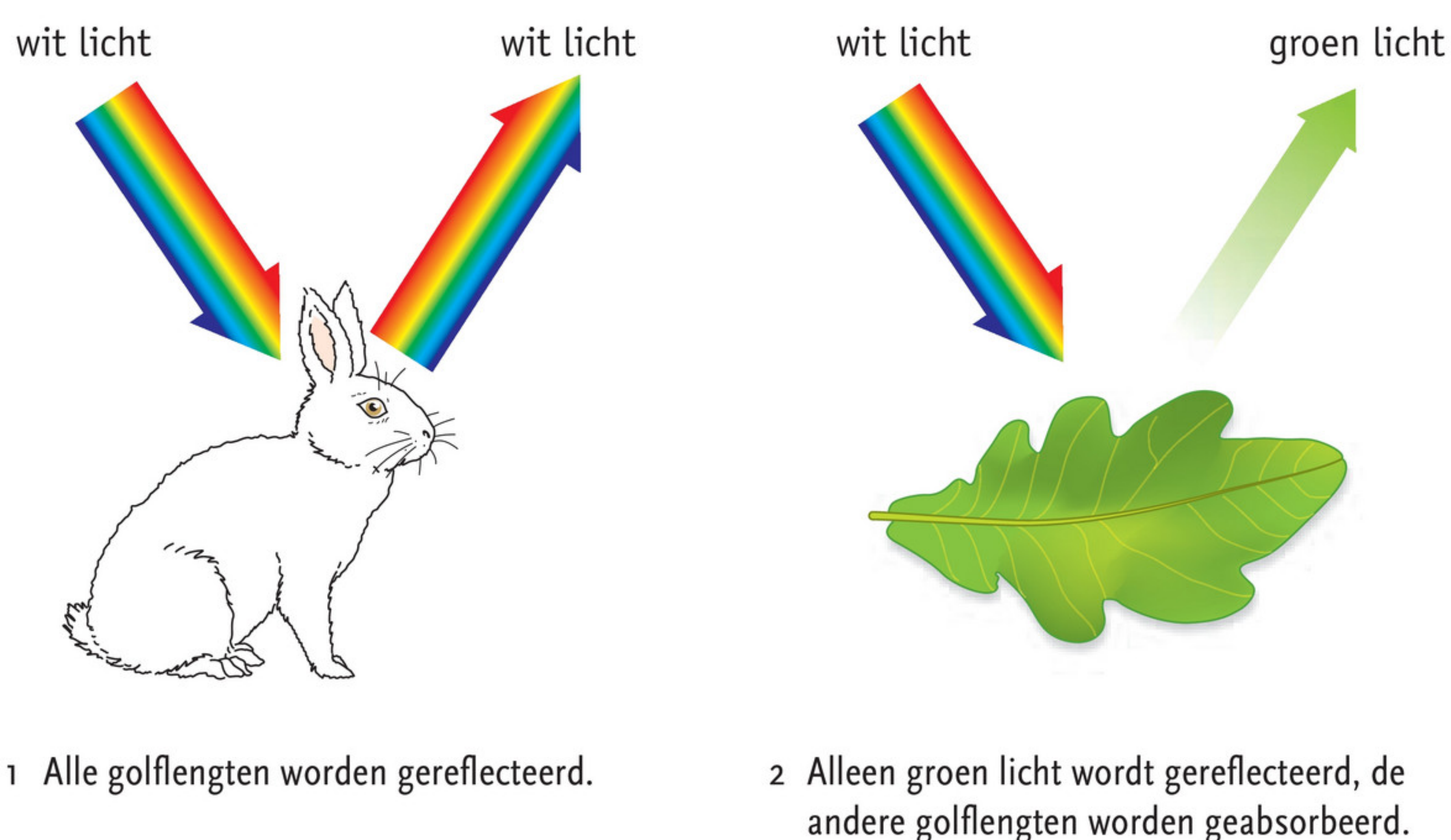


- 23 Om te bepalen hoeveel koolstofdioxide er vroeger in de lucht zat, wordt het aantal huidmondjes per vierkante centimeter in fossiele bladeren gemeten. Hierbij maakt men gebruik van de eigenschap dat de fenotypische plasticiteit van huidmondjes groot is. Het aantal huidmondjes per oppervlakte-eenheid is omgekeerd evenredig met de CO_2 -concentratie in de lucht.
- Wat wordt bedoeld met 'fenotypische plasticiteit'?
 - Is de dichtheid van huidmondjes in bladeren van een wintereik de laatste tweehonderd jaar toe- of afgenomen? Leg je antwoord uit.

CHLOROFYL

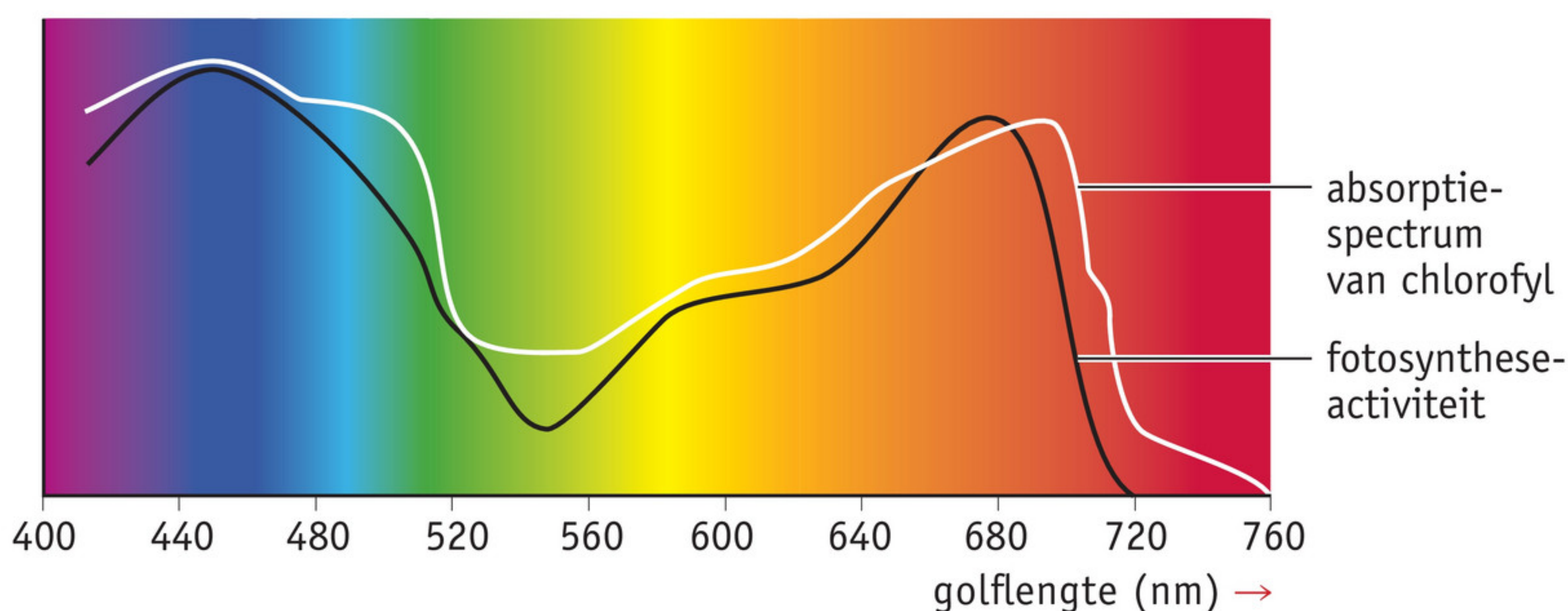
De groene delen van planten bevatten chlorofyl. Chlorofyl absorbeert verschillende golflengten uit het zichtbare licht. Verschillende golflengten nemen wij waar als verschillende kleuren. Chlorofyl reflecteert de golflengte met de kleur groen. Daarom hebben planten voor ons een groene kleur (zie afbeelding 27).

► **Afb. 27** Absorptie en reflectie van licht.



De vacht van een konijn die alle kleuren reflecteert, zien wij als wit. Als je licht met alle golflengten door een oplossing van bladgroen leidt, kun je bepalen welke golflengten worden geabsorbeerd door het chlorofyl. Op deze manier ontstaat een **absorptiespectrum** (zie afbeelding 28).

► **Afb. 28** Absorptiespectrum van chlorofyl en de fotosyntheseactiviteit bij verschillende golflengten.



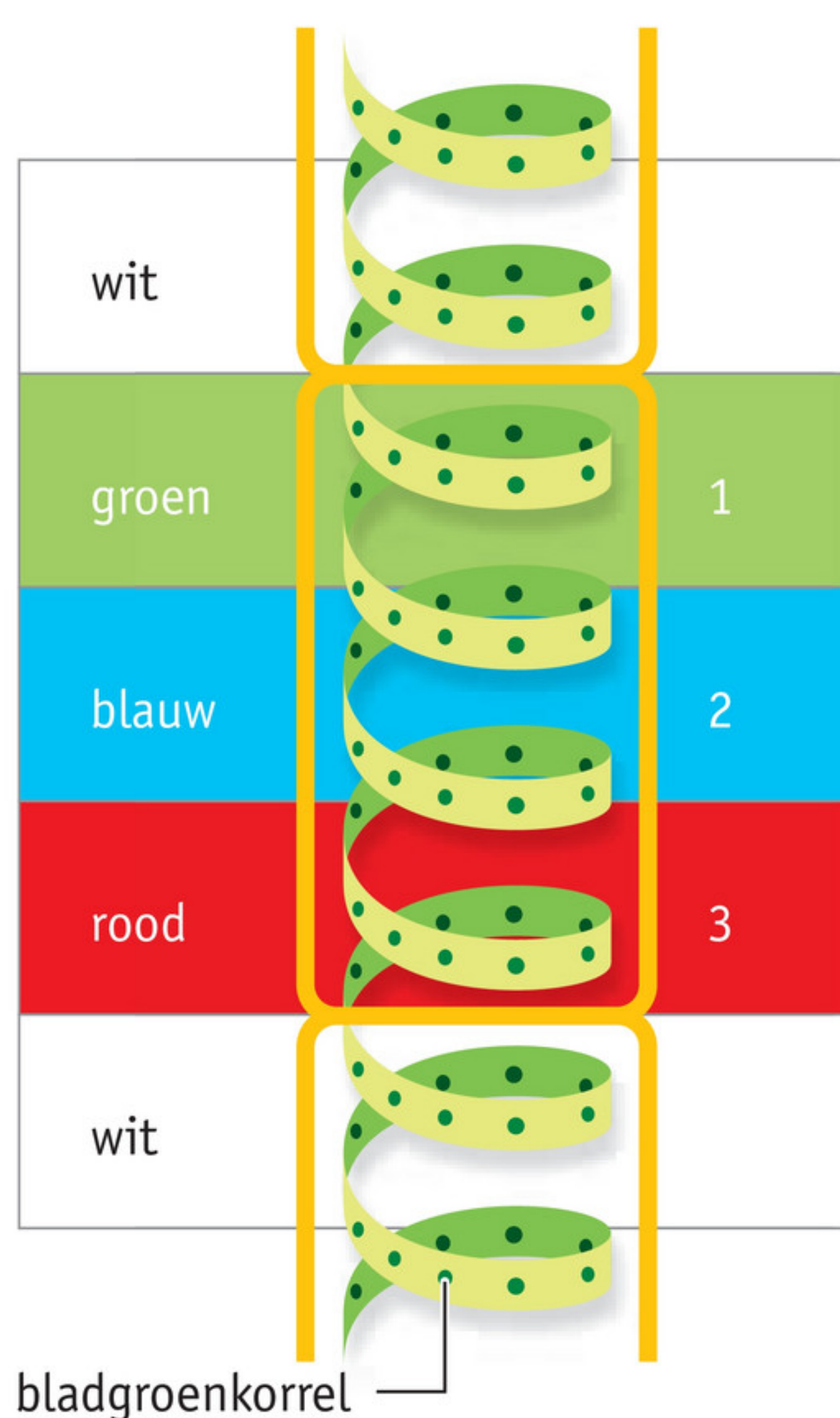
opdrachten

- 24 In afbeelding 28 zie je het absorptiespectrum van chlorofyl en de fotosyntheseactiviteit bij verschillende golflengten.
- Bij welke twee golflengten liggen de pieken in het absorptiespectrum van chlorofyl?
 - Bij welke twee golflengten liggen de pieken van de fotosyntheseactiviteit?
 - Welke kleur licht wordt nauwelijks geabsorbeerd door chlorofyl?
 - Leg het verband uit tussen het absorptiespectrum en de naam 'bladgroen'.
 - Uit afbeelding 28 blijkt dat chlorofyl licht met verschillende golflengten absorbeert.
Wat is daarvan het voordeel voor een plant?

- 25 In de herfst wordt het chlorofyl in de bladeren van bomen afgebroken, voordat de bladeren afvallen. Naast chlorofyl bevatten chloroplasten ook caroteen met een gele tot rode kleur.
Welke stof wordt in de herfst in de bladeren het eerst afgebroken: chlorofyl of caroteen? Licht je antwoord toe.

- 26 Een cel van spiraalwier wordt beschenen door drie lichtbundels (zie afbeelding 29). Bij deze cel bevinden zich bacteriën die zich van zuurstof afkeren. De buurcellen worden beschenen met wit licht.
Waar zullen de bacteriën die zich van zuurstof afkeren zich hoofdzakelijk bevinden? Leg je antwoord uit.

▼ **Afb. 29** Spiraalwier blootgesteld aan verschillende kleuren licht.



ASSIMILATIE EN DISSIMILATIE

De **intensiteit van de fotosynthese** is de snelheid waarmee bij de fotosynthese glucose wordt gevormd en zuurstof vrijkomt. Deze intensiteit is afhankelijk van verschillende factoren, zoals de hoeveelheid en de kleur van het licht, de beschikbare hoeveelheid koolstofdioxide en water, de temperatuur en de hoeveelheid chlorofyl. De intensiteit van de fotosynthese wordt bepaald door de factor die het minst gunstig is: de **beperkende factor**. Als bijvoorbeeld bij een toenemende hoeveelheid licht de fotosynthese toeneemt, dan is licht de beperkende factor voor de fotosynthese.

Ook de aerobe dissimilatie (verbranding) wordt beïnvloed door milieufactoren, zoals de temperatuur en de hoeveelheid zuurstof. Meestal wordt de invloed van het licht op de intensiteit van de aerobe dissimilatie buiten beschouwing gelaten.

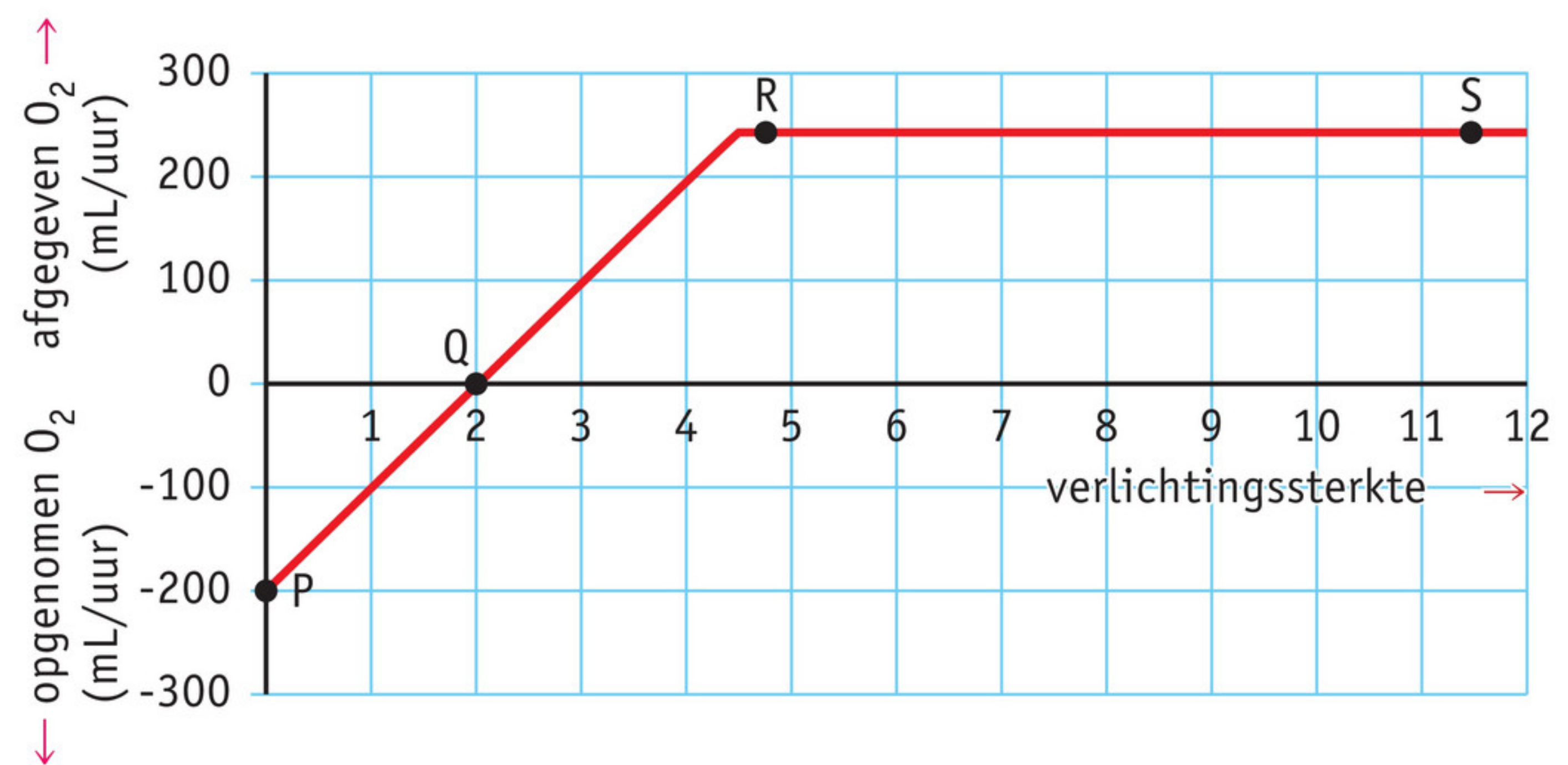
De intensiteit van de fotosynthese is niet rechtstreeks te bepalen, doordat een deel van de zuurstof die vrijkomt bij de fotosynthese weer wordt verbruikt bij de aerobe dissimilatie. De gemeten zuurstofproductie is dan lager dan de werkelijk geproduceerde hoeveelheid zuurstof. Door te bepalen hoeveel zuurstof 's nachts bij de aerobe dissimilatie wordt verbruikt, kan wel worden afgeleid hoeveel zuurstof er bij de fotosynthese is ontstaan (zie afbeelding 30). Ervan uitgaand dat de dissimilatie overdag gelijk is aan de dissimilatie 's nachts, tel je het zuurstofverbruik door dissimilatie op bij de zuurstofproductie door fotosynthese. Deze waarde is de maat voor de intensiteit van de fotosynthese.

In plaats van zuurstof kun je ook de opgenomen of afgegeven hoeveelheid koolstofdioxide bepalen.

opdrachten

- 27** Een plant bevindt zich in een afgesloten ruimte. De verlichtingssterkte in de ruimte wordt gevarieerd. Alle andere omstandigheden blijven gelijk. Tijdens de proef wordt de hoeveelheid zuurstof in de afgesloten ruimte gemeten. Hieruit wordt berekend hoeveel zuurstof door de plant wordt afgegeven of opgenomen. De resultaten zijn in het diagram van afbeelding 30 weergegeven. Aangenomen wordt dat de intensiteit van de dissimilatie niet wordt beïnvloed door de verlichtingssterkte.
- Op het compensatiepunt verbruikt de plant evenveel zuurstof bij de dissimilatie als hij produceert bij de fotosynthese.
Bij welk punt in afbeelding 30 ligt het compensatiepunt? Leg je antwoord uit.
 - Wat is de beperkende factor voor de fotosynthese tussen P en R?
 - Wat zou de beperkende factor tussen R en S kunnen zijn?
 - Neem het diagram van afbeelding 30 over. Teken in het assenstelsel de grafiek van de zuurstofproductie bij de fotosynthese. Neem hierbij voldoende lengte voor de y-as.
 - Geef de intensiteit van de fotosynthese weer in een formule.

► **Afb. 30** Invloed van de verlichtingssterkte op de fotosynthese.



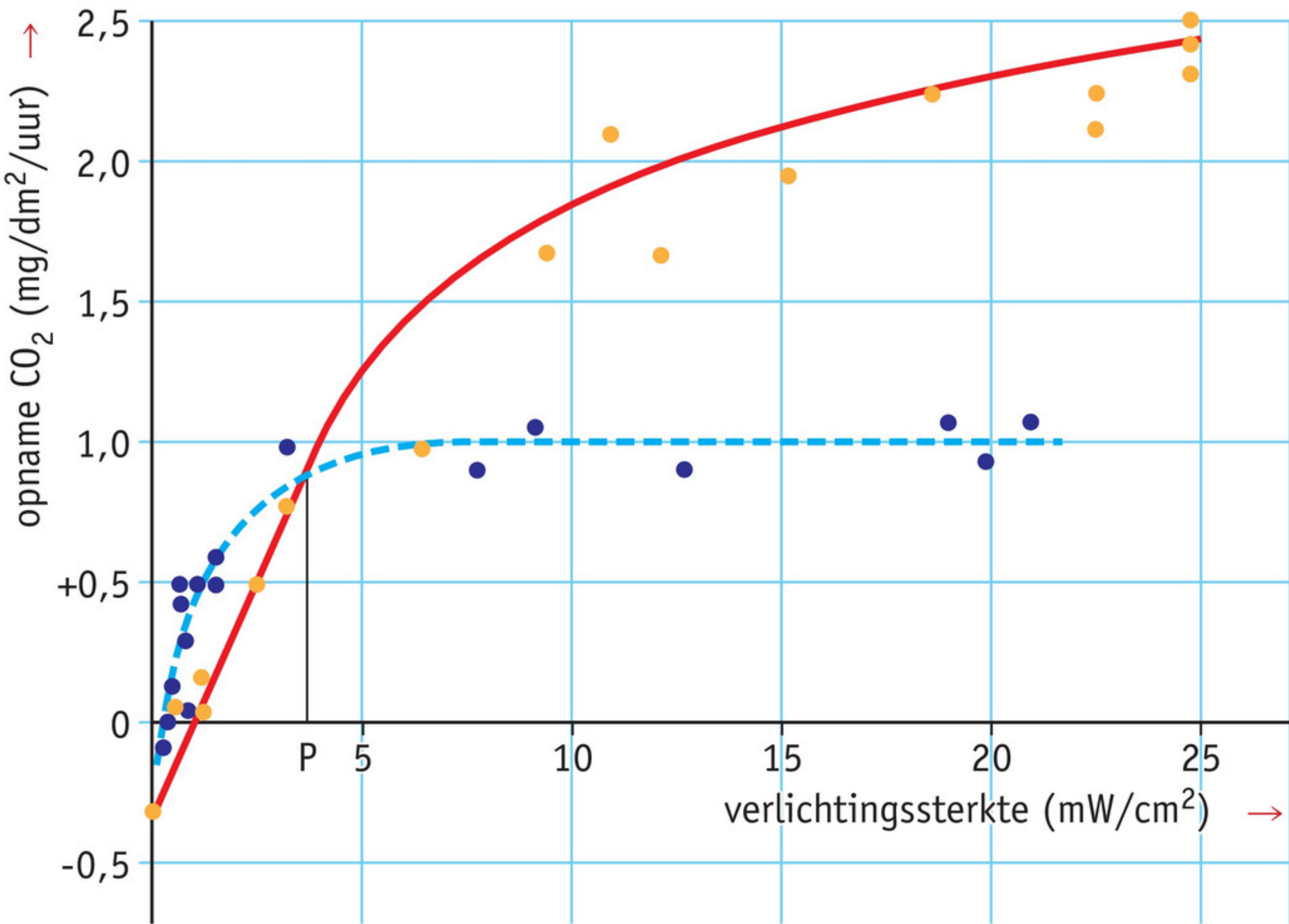
- 28** In een experiment wordt de invloed van de temperatuur op de intensiteit van de fotosynthese onderzocht. De resultaten zijn weergegeven in afbeelding 31.
- Geef in een diagram het verband weer tussen de hoeveelheid opgenomen CO_2 in het licht en de temperatuur en geef in hetzelfde assenstelsel het verband weer tussen de hoeveelheid afgegeven CO_2 in het donker en de temperatuur.
 - Bereken de hoeveelheid CO_2 die wordt verbruikt bij de fotosynthese bij de verschillende temperaturen.
 - Geef in een diagram het verband weer tussen de hoeveelheid CO_2 die bij de fotosynthese wordt verbruikt en de temperatuur.
 - De hypothese is verworpen.
Stel op basis van je diagram bij opdracht 28c een nieuwe hypothese op voor vervolgonderzoek.

▼ Afb. 31

ONDERZOEK		OPNAME EN AFGIFTE VAN CO ₂ IN LICHT EN DONKER						
Inleiding	De intensiteit van de fotosynthese is afhankelijk van verschillende factoren. In dit experiment wordt de invloed van de temperatuur op de intensiteit van de fotosynthese onderzocht.							
Onderzoeksvraag	Wat is het verband tussen de temperatuur en de intensiteit van de fotosynthese?							
Hypothese	Hoe hoger de temperatuur, hoe groter de intensiteit van de fotosynthese.							
Experiment	De hoeveelheid opgenomen koolstofdioxide wordt gemeten in het licht en de hoeveelheid afgegeven koolstofdioxide wordt gemeten in het donker.							
Resultaat	mg CO ₂ /uur	Temperatuur (°C)						
		7	10	15	19	22	28	31
	Opname in licht	1,3	2,3	2,8	3,1	2,8	2,5	1,8
	Afgifte in donker	0,3	0,6	0,7	1,2	1,8	2,1	2,7
Conclusie	Boven een bepaalde temperatuur neemt de intensiteit van de fotosynthese weer af. De hypothese is verworpen.							

- 29
- Bepaalde bomen hebben zonnebladeren en schaduwbladeren. Zonnebladeren hebben zich ontwikkeld uit knoppen waarop veel licht viel en schaduwbladeren uit knoppen in de schaduw. In een experiment wordt bij beide typen bladeren van een beuk het verband bepaald tussen de verlichtingssterkte en de opname of afgifte van koolstofdioxide. De resultaten zijn weergegeven in het diagram van afbeelding 32.
- a
- Welke grafieklijn in afbeelding 32 hoort bij het zonneblad: de rode of de gestippelde blauwe? Leg je antwoord uit.
- b
- Is bij verlichtingssterkte P de zuurstofproductie in de twee typen bladeren gelijk? Leg je antwoord uit.
- c
- Is een verlichtingssterkte van 10 mW/cm² een beperkende factor voor de fotosynthese in zonnebladeren? En in schaduwbladeren?

► Afb. 32 Invloed van de verlichtingssterkte op de fotosynthese.



OPSLAG VAN ASSIMILATIEPRODUCTEN

Overdag wordt er in een plant meestal meer glucose gevormd dan er bij dissimilatie wordt verbruikt. Het overschot aan glucose wordt gebruikt voor opbouw en herstel van de plant en voor de vorming van reservestoffen. De glucose wordt bij de voortgezette assimilatie grotendeels omgezet in andere koolhydraten en in vetten en eiwitten.

Een groot deel van de gevormde glucose wordt omgezet in zetmeel en tijdelijk opgeslagen in bladcellen. Door de omzetting in zetmeel wordt voorkomen dat de osmotische waarde van de bladcellen te veel stijgt (zetmeel is slecht oplosbaar in water). Vooral 's nachts wordt het tijdelijk opgeslagen zetmeel omgezet in sacharose (suiker) en via bastvaten afgevoerd naar andere delen van de plant, waar het wordt verbruikt bij de dissimilatie of wordt opgeslagen als reservestof.

opdracht

- 30
- Fruittelers van appels en peren passen in de maanden mei en juni vruchtdunning toe. Hierbij wordt een deel van de vruchten vroegtijdig verwijderd van de fruitboom. Dit wordt gedaan om grote vruchten bij appel en peer te oogsten, zonder dat de totale productie te veel daalt. Grotere vruchten leveren de teler meer geld op.
- a

Leg uit waardoor vruchten aan een fruitboom groter worden na vruchtdunning.
- b

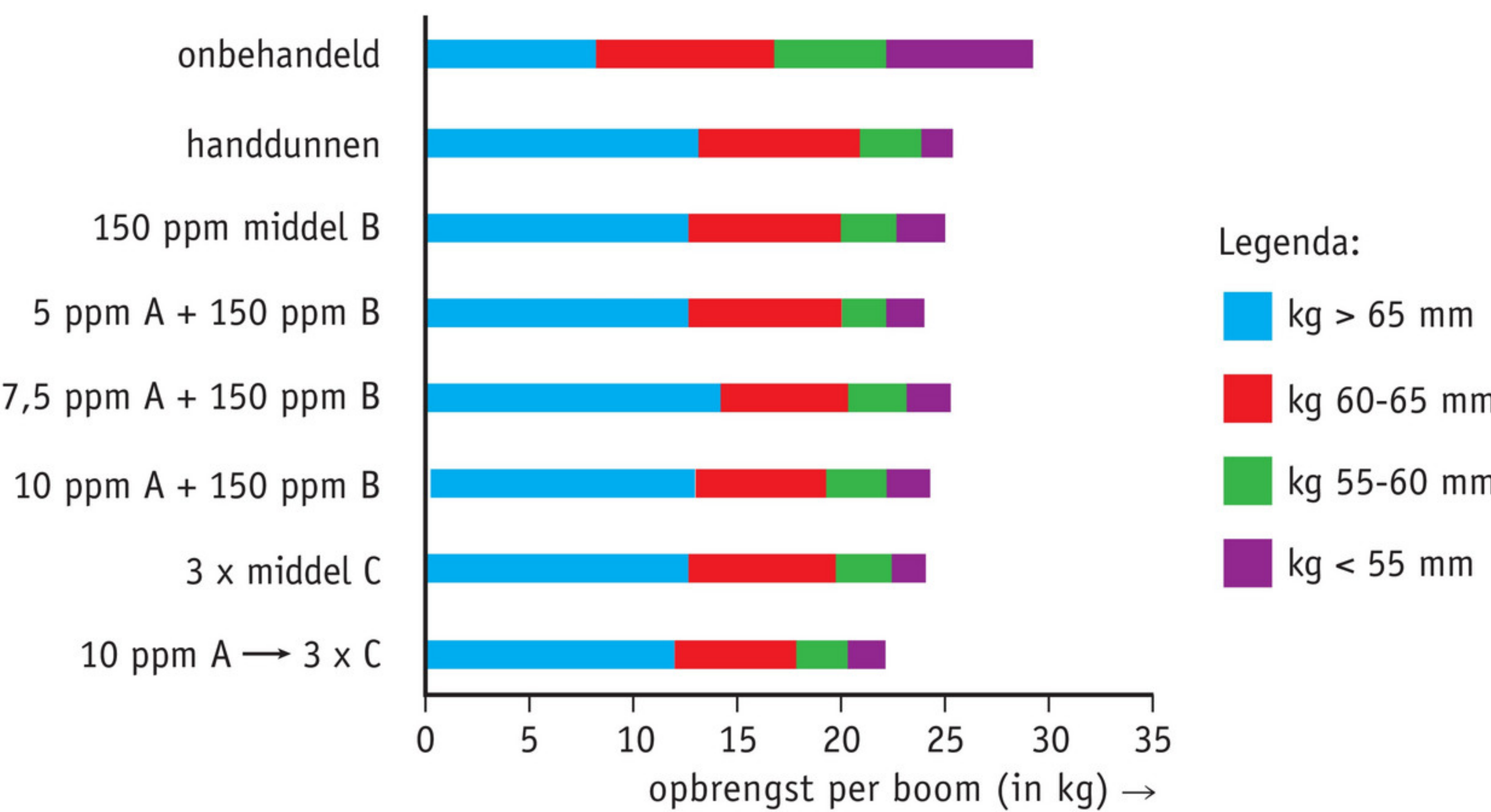
Niet alle beschikbare koolhydraten gaan naar het fruit. Leg dat uit.
- c

Bij vruchtdunning van appels en peren worden twintig tot dertig bladeren per vrucht aan dezelfde tak aangehouden.
Leg uit waarom wordt gekeken naar het aantal bladeren per vrucht aan dezelfde tak.
- d

Tegenwoordig vindt er ook chemische vruchtdunning plaats. Dit is goedkoper dan handdunnen. Om de ideale combinatie en concentratie van vruchtdunningsmiddelen te bepalen, is bij verschillende bedrijven onderzoek gedaan aan de teelt van conference peren. Gemeten zijn de productie in kilogram en de maatverdeling (grootte van het fruit) in millimeter. De resultaten van één bedrijf zijn weergegeven in afbeelding 33. Welke concentratie chemisch vruchtdunningsmiddel gaf voor deze teler een beter resultaat dan handdunning?
- e

Welke conclusie kun je trekken over de productie en maatverdeling van peren als je de onbehandelde bomen vergelijkt met de handgedunde?

► **Afb. 33** Het effect van verschillende vormen van vruchtdunning op productie en maatverdeling.



Elektrosynthese

Voor fotosynthese is al honderden miljoenen jaren licht nodig. Daar zou nu verandering in kunnen komen. Milieutechnoloog David Strik van de Wageningen Universiteit denkt namelijk dat elektrosynthese mogelijk is: planten met elektrische stroom laten groeien in plaats van met licht.

Licht is essentieel voor de lichtreactie bij fotosynthese. Strik denkt dat de lichtreactie ook mogelijk is als de plant energie krijgt uit een andere bron dan licht, bijvoorbeeld uit elektriciteit. Maar waarom zou je fotosynthese zonder licht willen uitvoeren, als het licht gratis en voor niets van de zon komt en in overvloed aanwezig is? Daarop heeft Strik een duidelijk antwoord: 'Elektrosynthese is tot wel vijftig keer efficiënter dan fotosynthese.' Dat zou betekenen dat met hetzelfde grondgebruik de voedselproductie sterk kan worden verhoogd.

Een ander voordeel is dat het systeem volledig gesloten kan worden gemaakt. Water en mest kunnen in een gewassenreactoropstelling oneindig worden gebruikt, omdat het niet verdwijnt of uitspoelt. Met 1200 W kan een gezin met twee kinderen voldoende groenten verbouwen. Dat lijkt veel, maar het komt overeen met de hoeveelheid energie die op een zomerse dag op één vierkante meter valt. Met een paar zonnepanelen zou je dan voldoende voedsel voor een gezin kunnen produceren.

▼ Afb. 34



opdrachten

- 31 In het artikel staat dat in een gewassenreactoropstelling water en mest oneindig kunnen worden gebruikt, omdat ze niet verdwijnen of uitspoelen.
- a Leg uit dat dit niet klopt.
 - b Uit wat voor bron zou de energie voor de plant moeten komen, om niet belastend te zijn voor het milieu?
- 32 a Bedenk een manier waarbij met toepassing van deze elektrosynthesetechniek in een woestijn groenten kunnen worden geteeld.
- b Leg uit dat door de toepassing van elektrosynthese meer natuurgebieden kunnen ontstaan of kunnen worden behouden.



Leerdoel

- Je kunt verschillende manieren van voortplanting bij planten beschrijven.

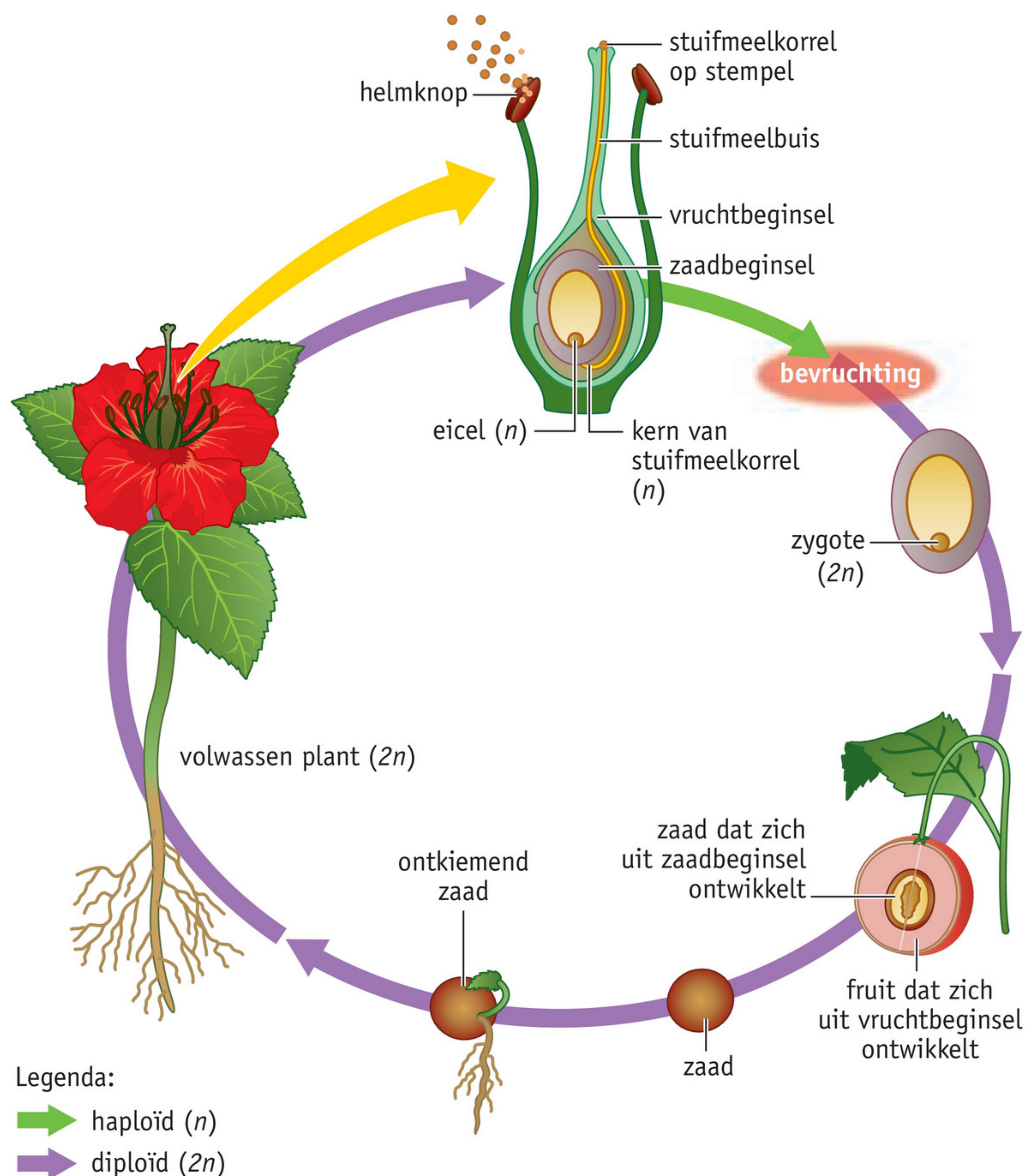
4 Voortplanting

Geslachtelijke voortplanting kost de zaadplant veel meer energie dan ongeslachtelijke voortplanting. Kennelijk is seks bij zaadplanten belangrijk; anders waren ze daar nooit aan begonnen.

GESLACHTELIJKE VOORTPLANTING

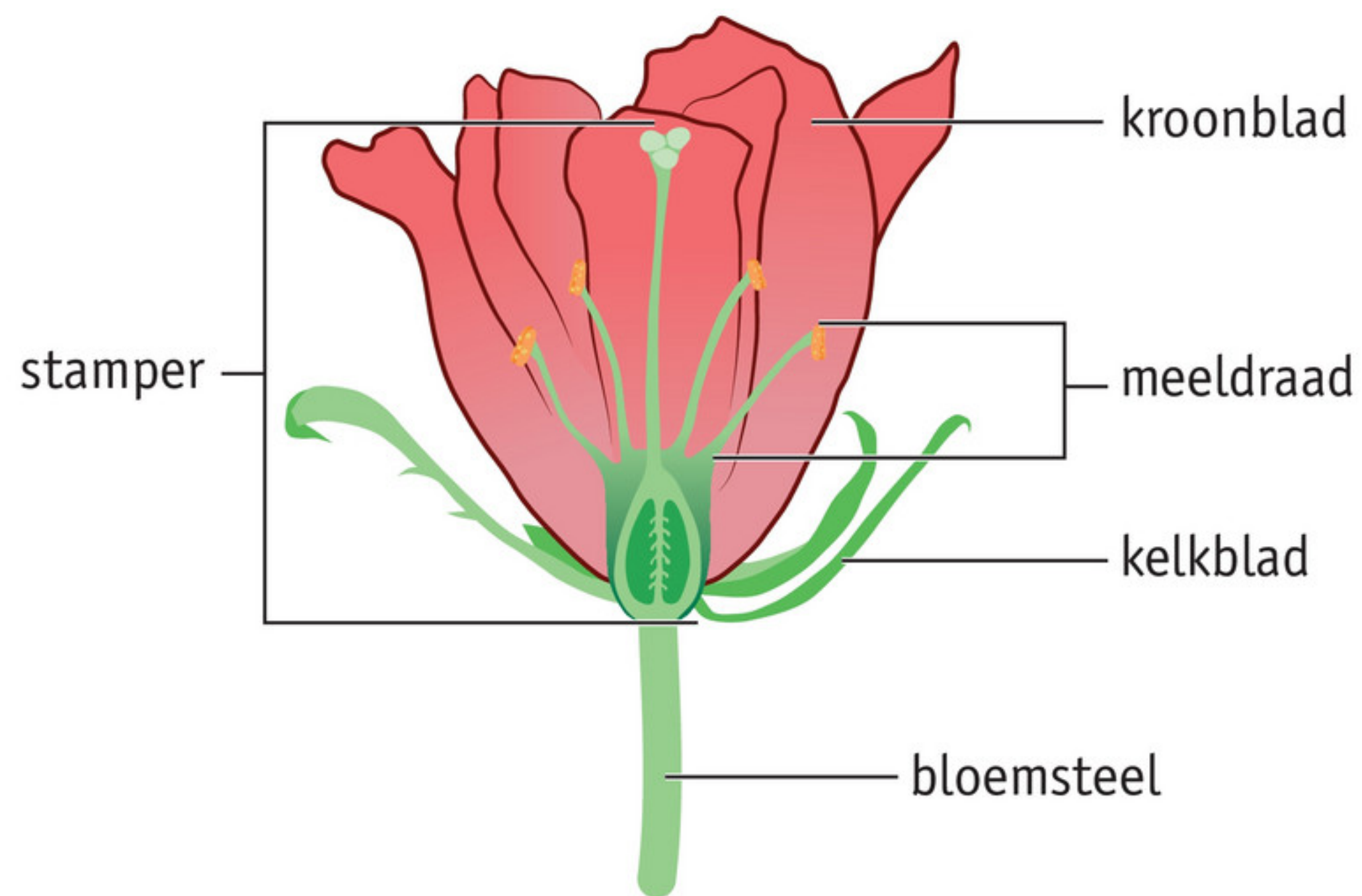
De levenscyclus van een zaadplant bij geslachtelijke voortplanting zie je in afbeelding 35. Net als bij de voortplanting van de mens spelen hierbij diploïde en haploïde cellen een rol.

► **Afb. 35** Levenscyclus van een zaadplant.

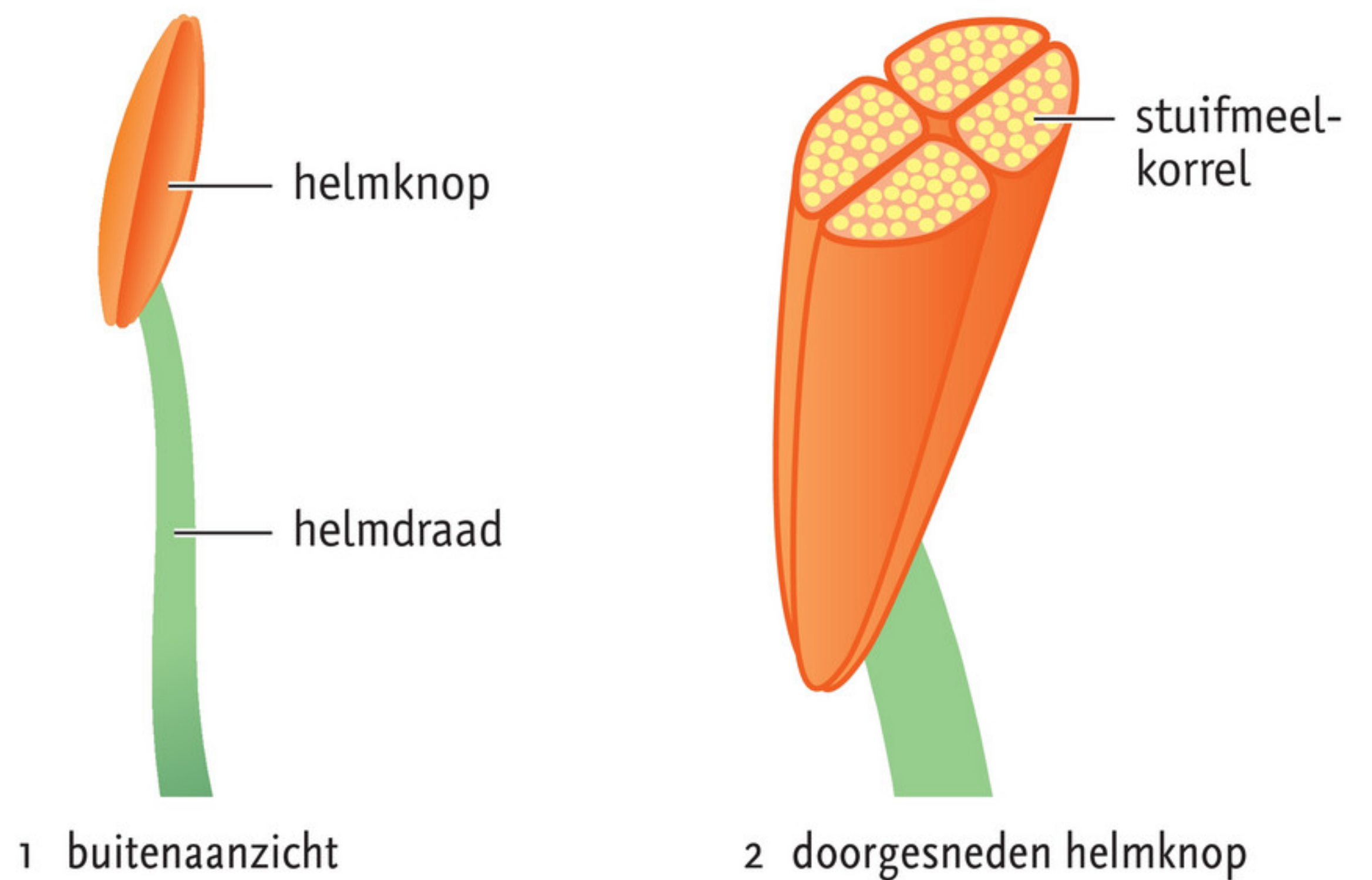


Bloemen zijn samengesteld uit vier sterk aangepaste bladeren, die de organen van de bloem vormen: kelkbladeren, kroonbladeren, meeldraden en stampers (zie afbeelding 36). De **meeldraden** en **stamper**(s) zijn respectievelijk de mannelijke en vrouwelijke voortplantingsorganen. Naast complete bloemen met alle vier deze organen komen ook incomplete bloemen voor, waarbij een of meer van de vier bloemorganen ontbreken. Ook is er veel variatie in vorm, afmeting en kleur. De verschillen hebben vaak te maken met de manier waarop de bloemen worden bestoven.

▼ Afb. 36 Model van een bloem.

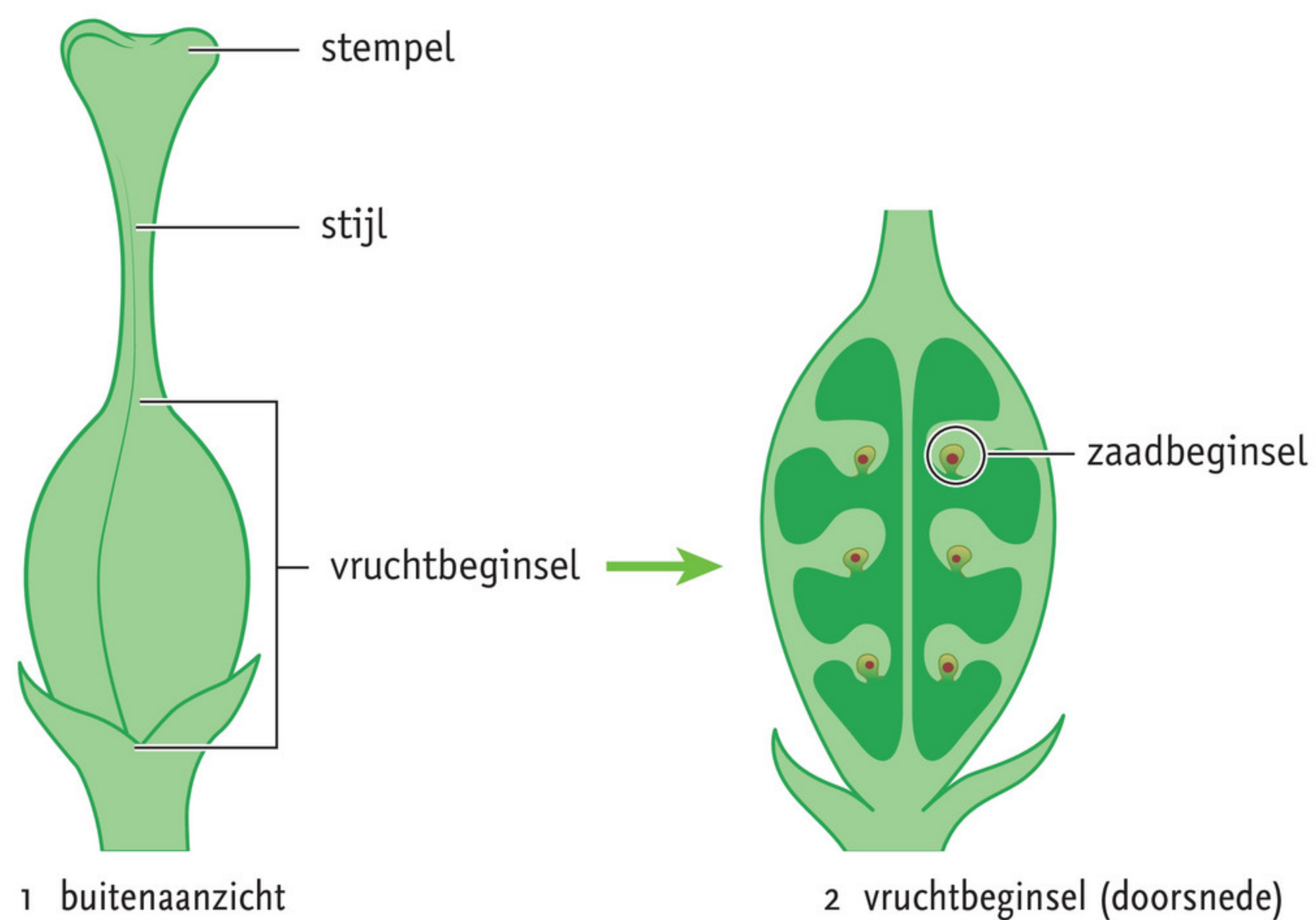


▼ Afb. 37 Meeldraad.

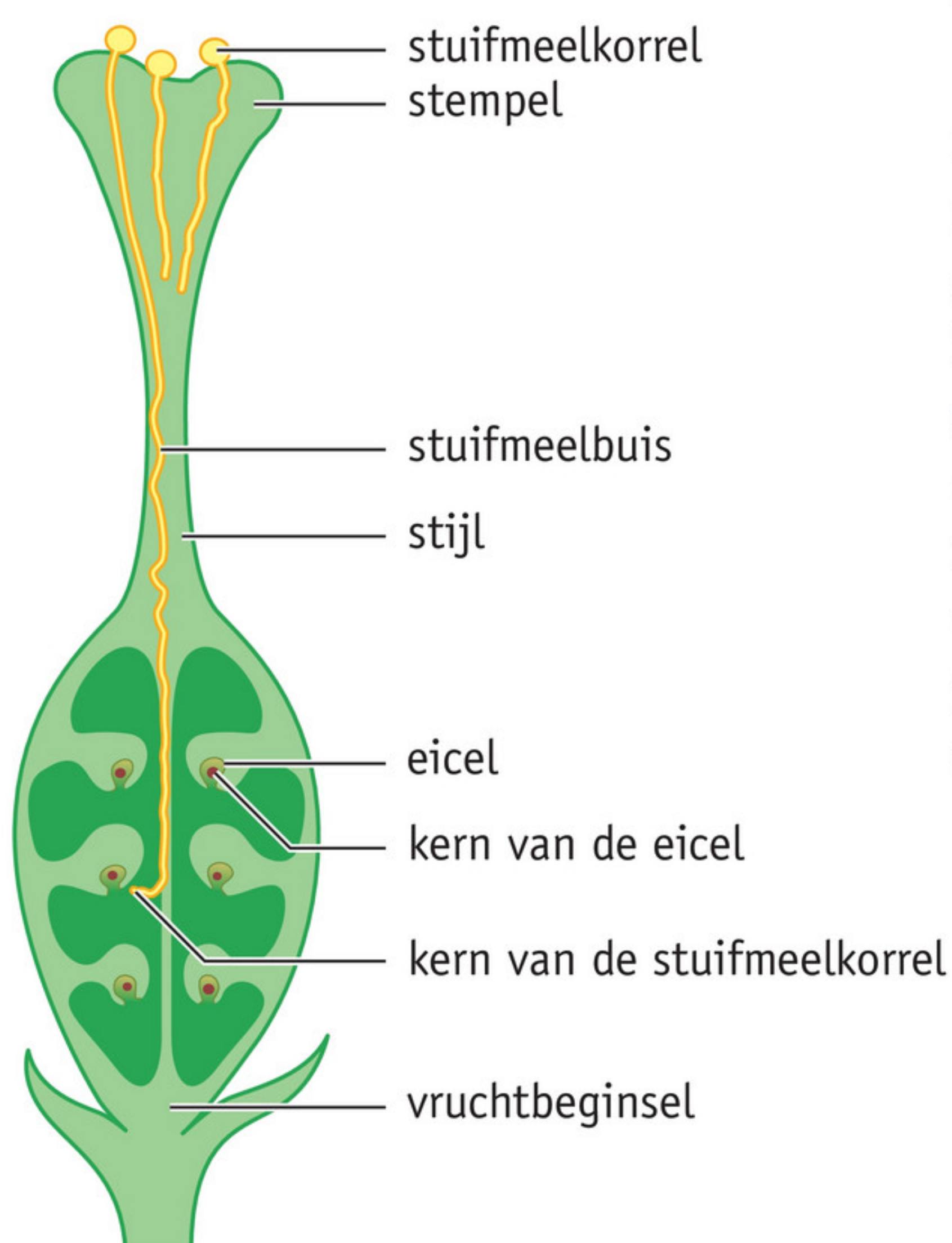


In de helmknoppen van de meeldraden vindt meiose plaats. De haploïde cellen die hierbij ontstaan, ontwikkelen zich tot geslachtscellen: de stuifmeelkorrels (pollenkorrels; zie afbeelding 37). In het vruchtbeginsel van een stamper bevinden zich een of meer zaadbeginsels (zie afbeelding 38). In elk zaadbeginsel ontstaat na meiose één eicel.

► Afb. 38 Stamper.



▼ Afb. 39 Stamper met stuifmeelbuizen (schematisch).



Bij de bestuiving komen stuifmeelkorrels op de stempel terecht. Daarna groeit er uit de stuifmeelkorrel een stuifmeelbuis door de stijl naar een zaadbeginsel (zie afbeelding 39). Bij de bevruchting versmelt de kern van de stuifmeelkorrel met de kern van de eicel waarna een zygote ontstaat. De zygote ontwikkelt zich verder tot **zaad**, waaruit een plant kan groeien. Een zaad bestaat uit een **kiem** (het embryo) en reservevoedsel.

Zowel abiotische factoren (wind of water) als biotische factoren (dieren) zorgen voor de verspreiding van stuifmeelkorrels. Bij **zelfbestuiving** komt stuifmeel terecht op een stempel van dezelfde plant, terwijl bij **kruisbestuiving** het stuifmeel terechtkomt op een stempel van een andere plant van dezelfde soort.

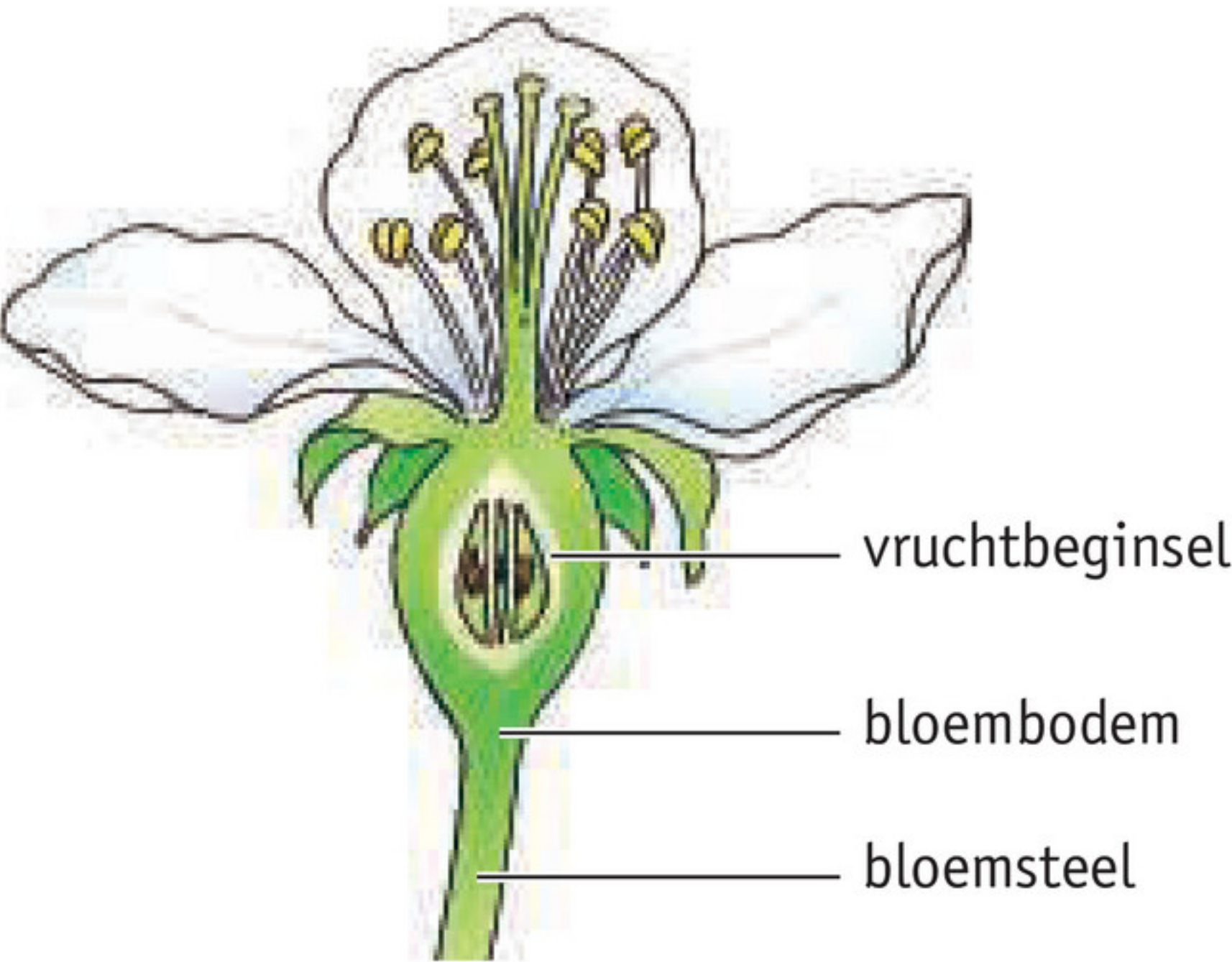
opdrachten

33 Neem de tabel over en kruis aan welk kenmerk hoort bij een windbloem en welk bij een insectenbloem.

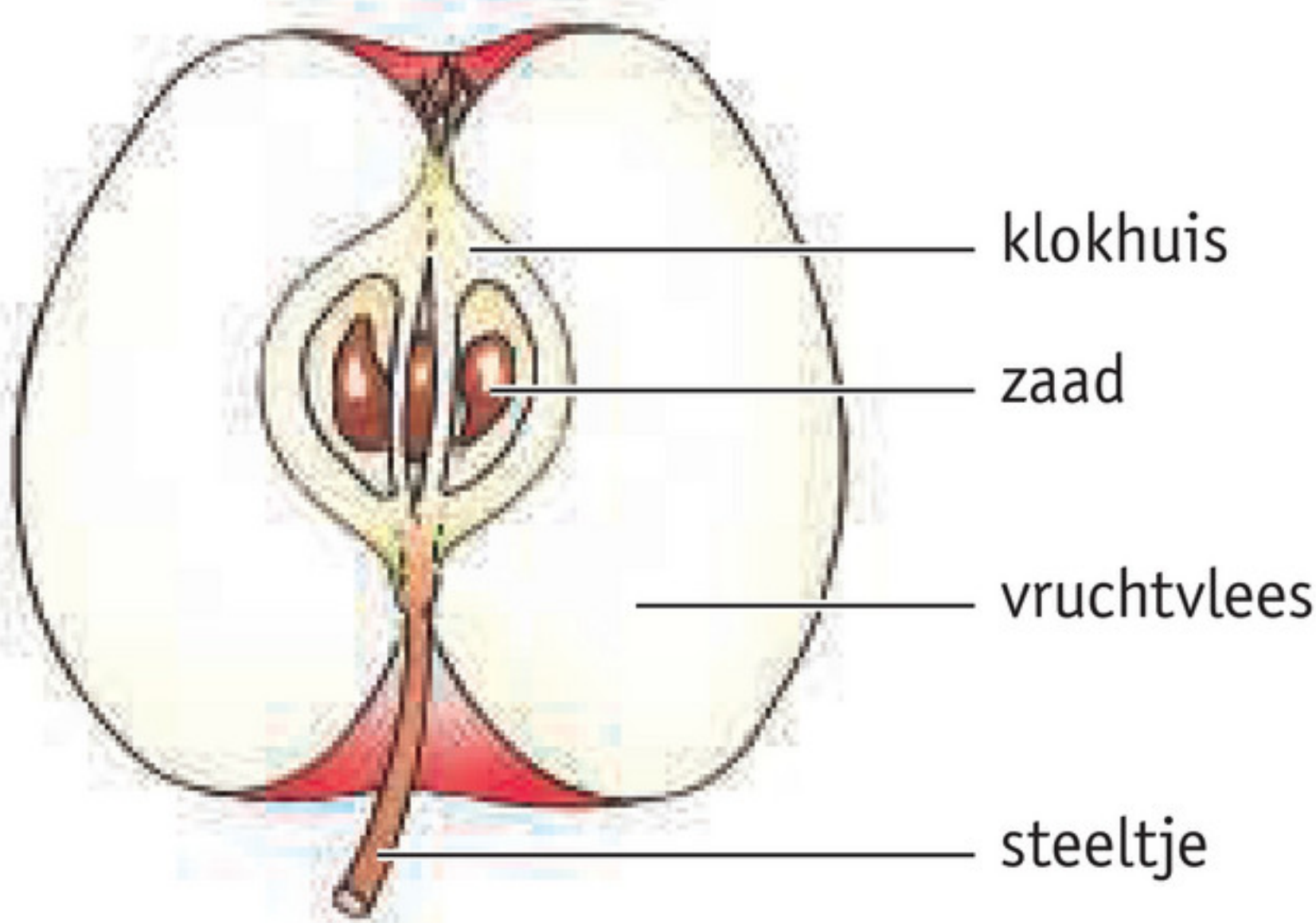
Bloemen	Windbloem	Insectenbloem
Bevatten nectarkliertjes		
Hebben grote meeldraden en stempels die vaak buiten de bloem hangen		
Hebben stempel en meeldraden in de bloem zitten		
Hebben vaak felgekleurde kroonbladeren		
Hebben vaak groene, kleine kroonbladeren		
Produceren licht stuifmeel		
Produceren ruw en kleverig stuifmeel		
Produceren veel stuifmeel		
Zijn vaak geurend		

- 34 Bij appels ontstaat het vruchtvlees uit de bloembodem (zie afbeelding 40). Een kweker wil de kwaliteit van de appels van ras R verbeteren. Hij bestuift daartoe appelbomen van ras R met stuifmeel van appelbomen van ras S. Door deze kruising ontstaan er appels aan de appelbomen van ras R.
- a Hebben cellen in het vruchtvlees van deze appels door de kruising een ander genotype dan cellen in het vruchtvlees van appels van voorgaande jaren? Leg je antwoord uit.
- b Wat moet de kweker doen om appels van een verbeterde kwaliteit te kunnen oogsten?

▼ Afb. 40 Appel.

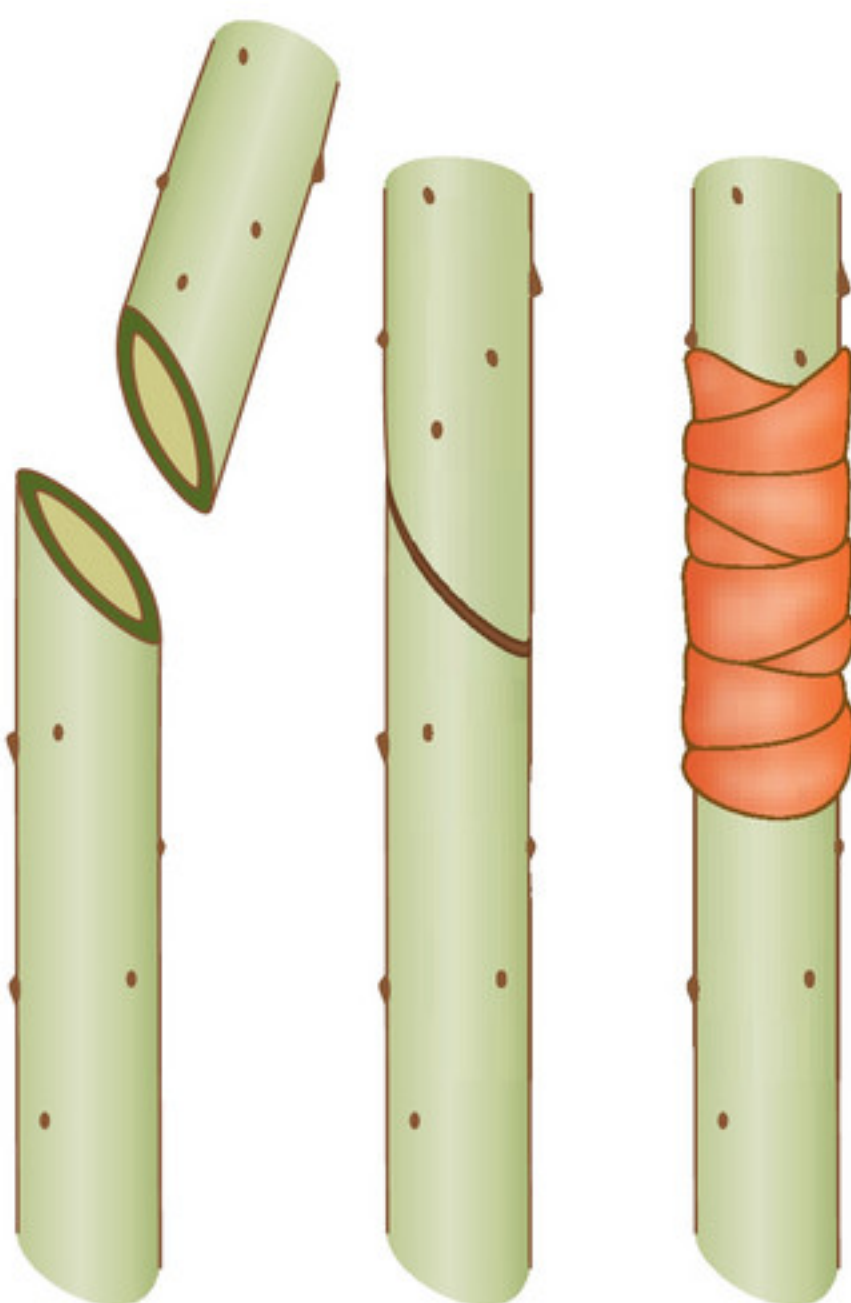


1 bloem



2 vrucht

▼ Afb. 41 Enten.



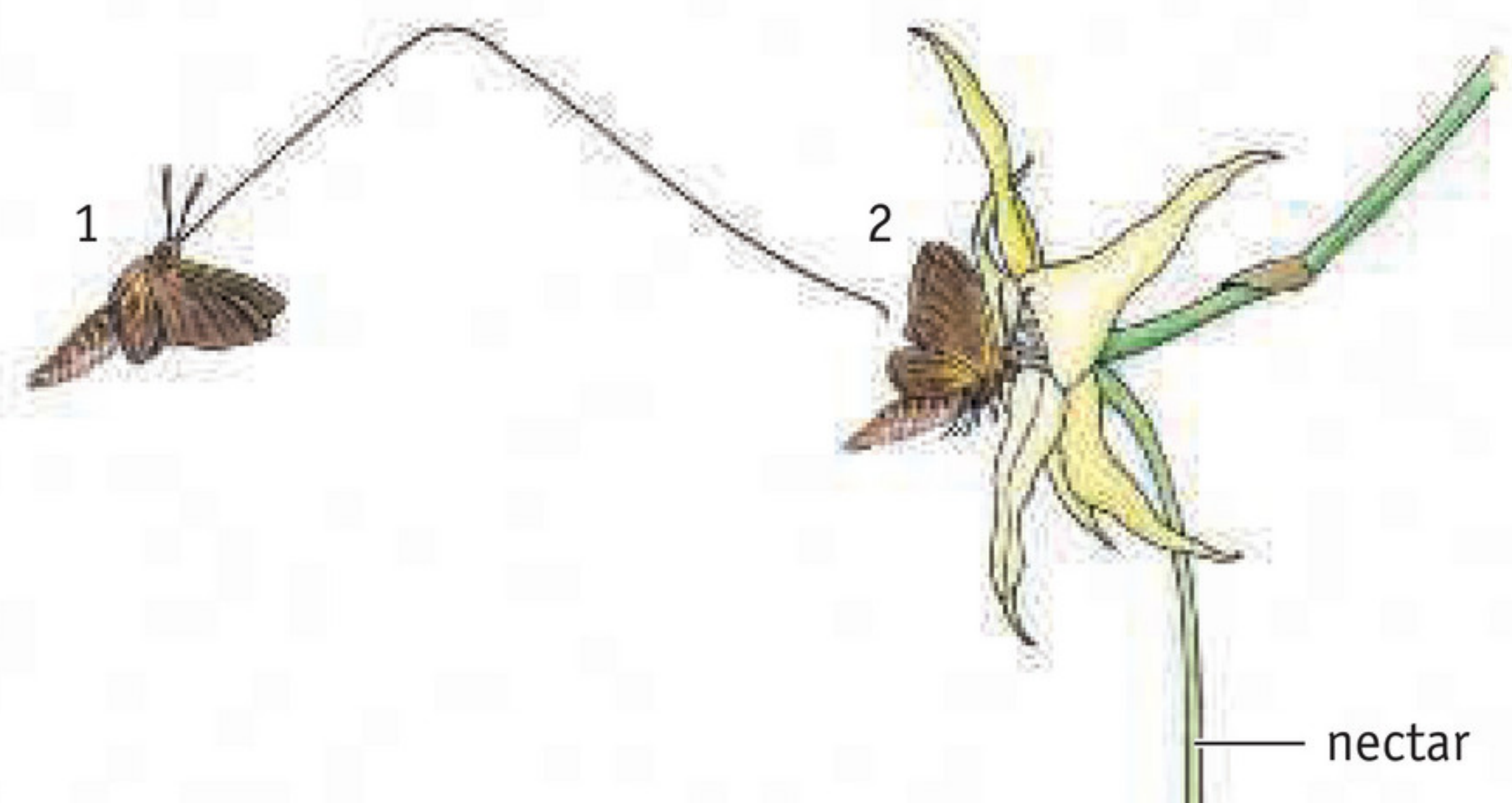
ONGESLACHTELIJKE VOORTPLANTING

Ongeslachtelijke voortplanting vindt plaats door mitose en celdeling, waardoor de nakomelingen klonen zijn: ze hebben allemaal hetzelfde genotype als de ouder. Ongeslachtelijke voortplanting bij planten vindt bijvoorbeeld plaats door de vorming van uitlopers, bollen of knollen. Bollen zijn verdikte bladeren en knollen zijn verdikte stengels. Beide bevatten reservevoedsel. Stekken, weefselkweek en enten zijn kunstmatige manieren van klonen. Bij stekken groeit een nieuwe plant uit een afgesneden blad of stengel. Bij weefselkweek wordt een klein gedeelte van de plant geplaatst op een voedingsbodem met de ideale mix van groeihormonen. Uit de callus (ongedifferentieerd weefsel) die zo ontstaat, worden nieuwe planten opgekweekt. Bij fruitbomen vindt kunstmatige ongeslachtelijke voortplanting vaak plaats door enten (zie afbeelding 41). Takken worden vastgezet op een afgeknipte onderstam. Aan de boom die hieruit ontstaat, komen dezelfde vruchten als aan de boom waarvan de enttakken afkomstig zijn

opdrachten

- 35 Boeren die aardappels willen verbouwen, poten knollen.
- Waarom zaaien deze boeren geen aardappelzaden?
 - Een Chileense boer heeft aardappelen verzameld uit de omgeving. Heeft het zin dat deze boer de grootste aardappelen uit zijn verzameling selecteert om ongeslachtelijk verder te kweken? Leg je antwoord uit.
 - Een Nederlandse boer heeft een verzameling aardappels van het ras 'bintje'. Heeft het zin dat deze boer de grootste aardappelen uit zijn verzameling selecteert om ongeslachtelijk verder te kweken? Leg je antwoord uit.
- 36 In de moderne landbouw worden land- en tuinbouwgewassen voortdurend geslachtelijk doorgekweekt en geselecteerd. Op het moment dat een gewas de gewenste combinatie van erfelijke eigenschappen heeft, wordt dit door klonen verder vermeerderd.
- Wat is het voordeel van klonen?
 - Wat is het nadeel?
 - Rassen die zijn geteeld door selectie en klonen, bestaan vaak geen tientallen jaren. Geef hiervoor een biologische verklaring.
 - Weefselkweek wordt gezien als een vorm van klonen. Leg uit dat planten verkregen uit weefselkweek aantrekkelijk zijn voor wetenschappelijk onderzoek.
- 37 De Darwin-orchidee heeft door de jaren heen een lange buis ontwikkeld, waarin zich onderin nectar bevindt. Met een oprolbare tong van 28 cm is de pijlstaartvlinder het enige insect dat deze nectar via de bloem kan bemachtigen (zie afbeelding 42).
- Welke vorm van symbiose bestaat er tussen de Darwin-orchidee en de pijlstaartvlinder?
 - De pijlstaartvlinder is het enige insect dat de Darwin-orchidee kan bevruchten. Wat is hiervan het voordeel?
 - De pijlstaartvlinder en de Darwin-orchidee hebben zich aan elkaar aangepast. Deze vorm van evolutie waarbij organismen gezamenlijk evolueren, heet co-evolutie. Leg uit op welke manier de co-evolutie tussen de Darwin-orchidee en de pijlstaartvlinder heeft kunnen plaatsvinden. Ga er hierbij van uit dat eerst een orchidee een langere buis ontwikkelde.

► **Afb. 42** Co-evolutie van een bloem en een insect.



- De pijlstaartvlinder ontrolt zijn tong en vliegt naar voren om zijn tong in de buis te brengen.
- De vlinder kan met zijn tong net bij de nectar door tegen de bloem aan te duwen, waarbij stuifmeelkorrels op zijn lichaam komen. Door dit proces bij een volgende orchidee te herhalen, vindt bestuiving plaats.

CONTEXT

Leefwereld

Hommel leest elektrisch veld van bloem

▼ Afb. 43



Hommels zijn in staat om elektrische velden te detecteren die bloemen uitzenden. Als een hommel een bloem nadert, ontstaat er een zwak elektrisch signaal dat mogelijk informatie bevat over de aanwezigheid van nectar. De insecten bepalen hun keuze voor een bepaalde bloem waarschijnlijk aan de hand van dit signaal. Dat schrijven onderzoekers van de Universiteit van Bristol in het wetenschappelijk tijdschrift *Science*.

De wetenschappers lieten hommels tijdens het onderzoek rondvliegen in een omgeving met kunstbloemen. Sommige bloemen gaven ze een negatieve elektrische lading door middel van elektroden in de steel. Daarmee bleken ze in staat om de insecten te lokken. Ruim 80% van de hommels koos voor een landing op een van de elektrisch geladen exemplaren, in plaats van op een ongeladen bloem.

In de natuur hebben planten en bloemen ook een heel lichte negatieve elektrische lading. Hommels zijn zoals alle insecten positief geladen wanneer ze door de lucht vliegen. Door deze twee signalen ontstaat er een zwakke elektrische aantrekkingskracht wanneer een hommel een bloem nadert.

Uit het onderzoek blijkt ook dat het elektrisch signaal van een bloem verandert nadat er een hommel is geland om nectar en stuifmeel te verzamelen. Mogelijk kunnen andere insecten aan het veranderende elektrische veld aflezen dat de nectarvoorraad en het stuifmeel niet op peil zijn.

Bron: www.nu.nl, 22 februari 2013.

opdracht

- 38 Naast elektrische signalen gebruiken bloemen ook andere signalen om insecten te lokken.
- a Noteer er twee.
 - b Bloemen informeren bestuivend insecten over de status van de nectarvoorraad.
Leg uit dat dit belangrijk is.
 - c Door welk type bestuiving ontstaat de grootste verscheidenheid in genotypen binnen een soort? Leg je antwoord uit.

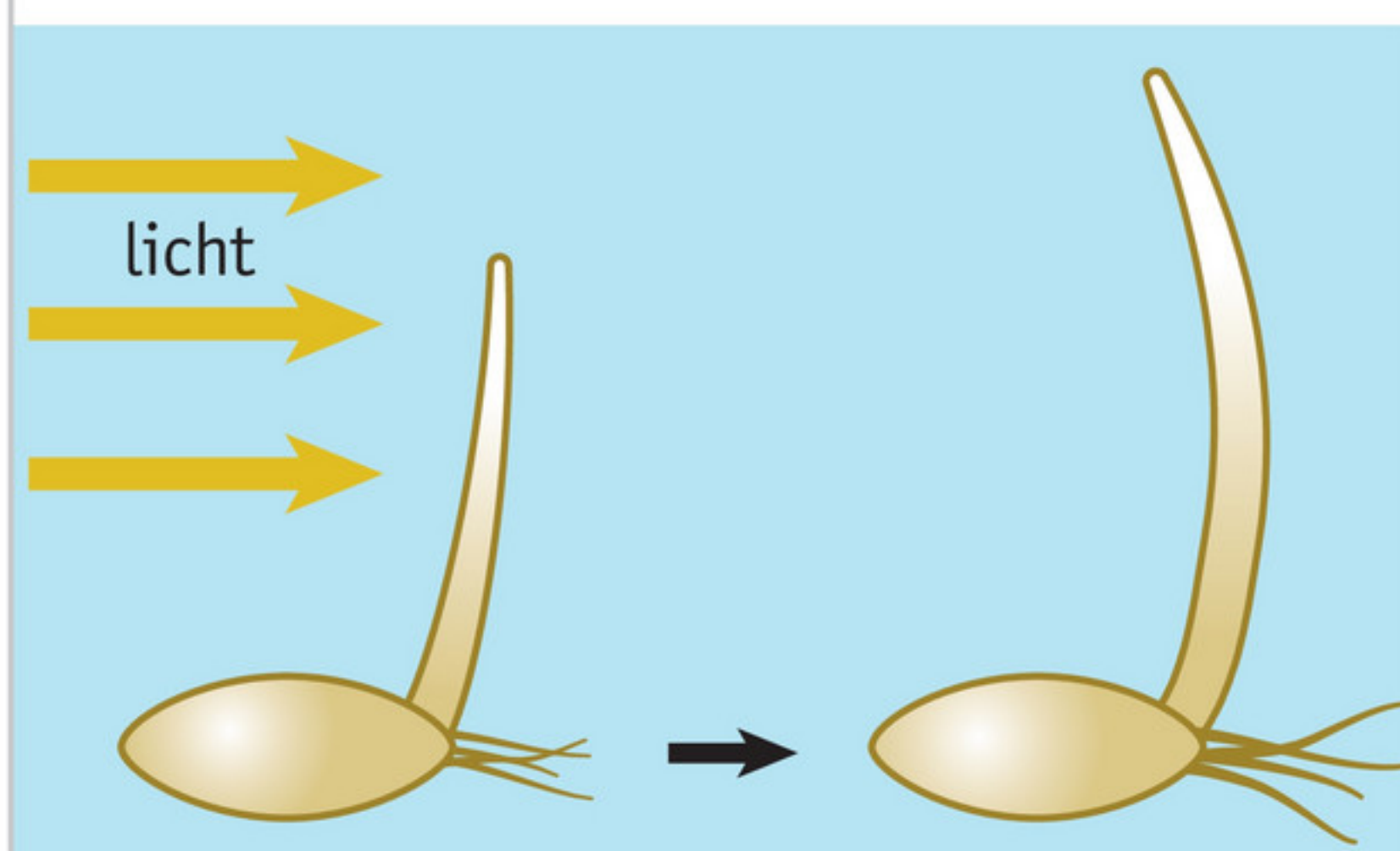
Leerdoel

- Je weet dat planten met behulp van signaalstoffen reageren op interne en externe signalen.

▼ **Afb. 44** Een boom kan adequaat reageren op zijn omgeving.



▼ **Afb. 45** Positieve fototropie: de stengel groeit naar het licht toe.



5 Reageren op de omgeving

Planten kunnen net als dieren reageren op signalen uit hun omgeving, maar ze kunnen niet vluchten of vechten. Ze reageren bijvoorbeeld door hun groei en ontwikkeling aan te passen of door verschillende afweermechanismen.

AUXINE

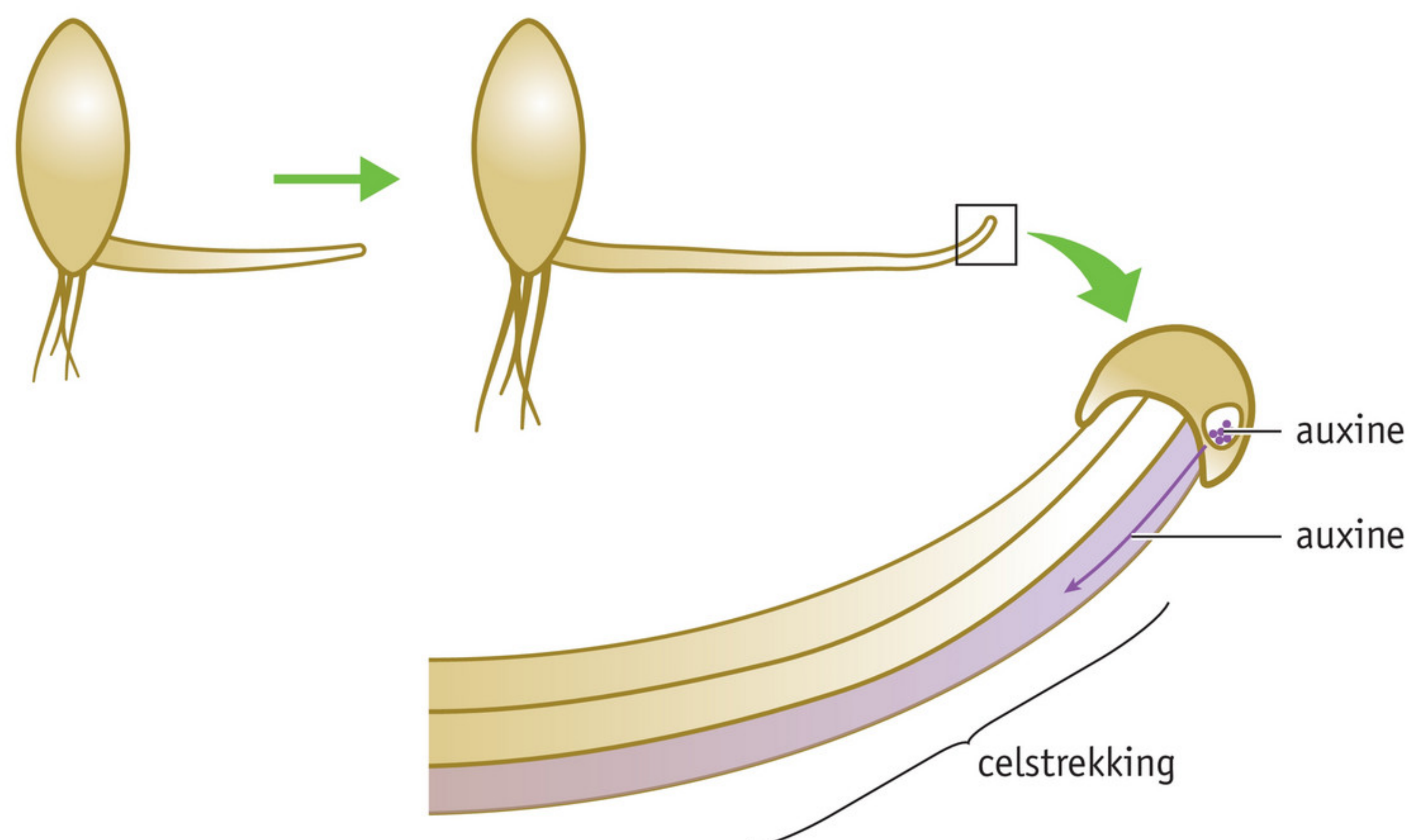
In de uiterste top van de stengel van planten wordt de signaalstof auxine (indolazijnzuur, IAA) gemaakt. **Signaalstoffen** zijn plantenhormonen die betrokken zijn bij onder meer de groeirichting, rijping of bescherming van de plant. Auxine is een groeistof. Het maakt de rekbaarheid van celwanden groter en bevordert op die manier de lengtegroei van cellen door celstrekking.

Planten groeien in de richting van het licht doordat licht de aanmaak van auxine vermindert. De concentratie auxine aan de belichte zijde van een stengeltop is daardoor lager dan die aan de schaduwzijde. Aan de belichte zijde zal de plant daardoor minder snel groeien dan aan de schaduwzijde. Het gevolg is dat de stengeltop in de richting van het licht groeit (zie afbeelding 45).

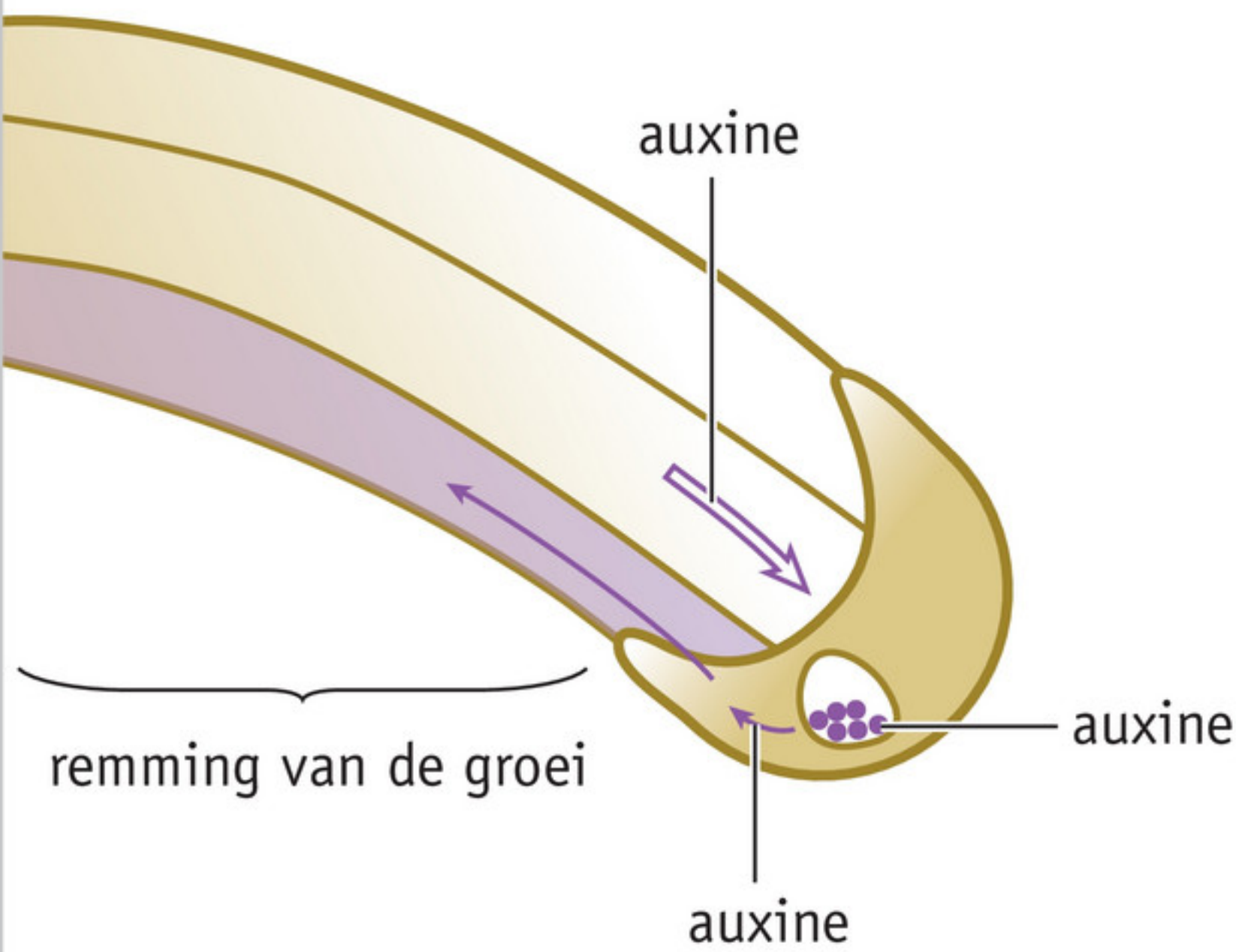
Dit verschijnsel heet **fototropie** (Grieks: *tropos* = wenden, draaien). Als een stengeltop in de richting van het licht groeit, is sprake van positieve fototropie. Groeit een plantenstengel van het licht af, dan heet dit negatieve fototropie.

Bij een zaadje dat in de bodem ontkiemt, beïnvloedt niet licht maar zwaartekracht de groeirichting van stengel en wortel. Dit verschijnsel heet **geotropie**. Een stengeltop groeit tegen de zwaartekracht in (negatieve geotropie), terwijl een worteltop positief geotropisch is. In een horizontaal gelegen stengel beweegt auxine onder invloed van de zwaartekracht naar de onderkant van de stengel. Door celstrekking zal de onderkant van de stengel daardoor sneller groeien dan de bovenkant, waardoor de stengel naar boven groeit (zie afbeelding 46).

▼ **Afb. 46** Negatieve geotropie bij een stengeltop.



▼ **Afb. 47** Positieve geotropie bij een worteltop.



Een worteltop reageert tegenovergesteld op de auxineconcentratie: een verhoogde concentratie auxine aan de onderkant leidt juist tot een remming van de celstrekking. Het gevolg hiervan is dat de wortel naar beneden groeit (zie afbeelding 47).

opdrachten

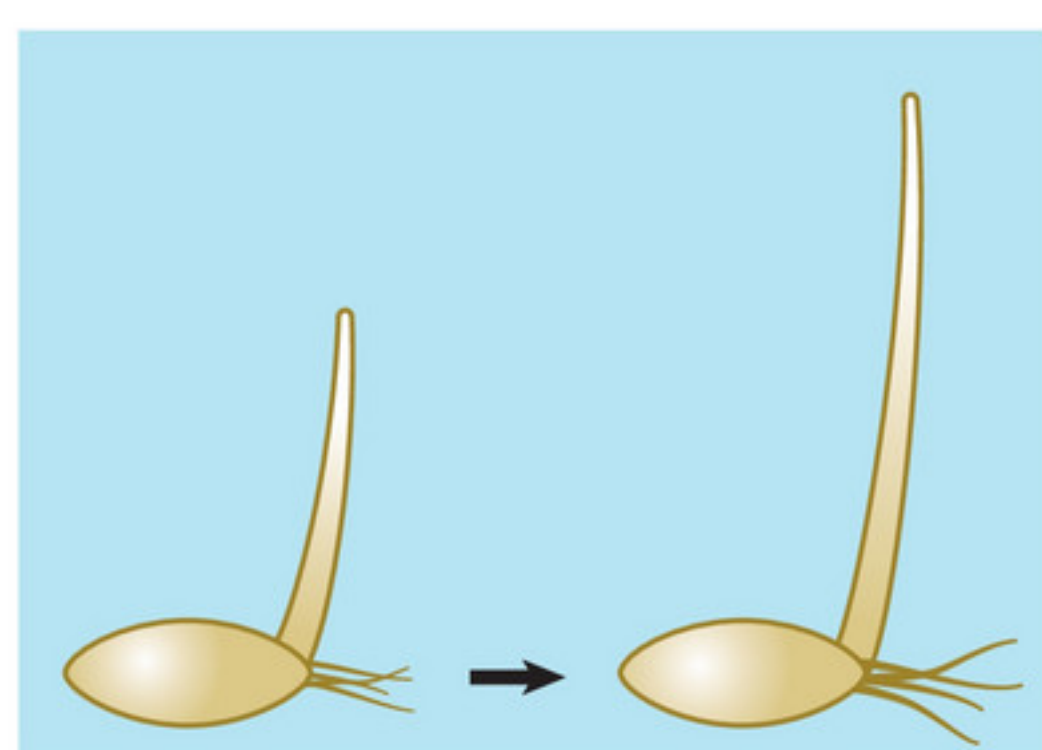
- 39 In afbeelding 48 is een onderzoek weergegeven naar de invloed van zwaartekracht op de groeirichting van kiemplantjes.
- a Welke conclusie kun je trekken ten aanzien van zwaartekracht en groeirichting van de wortel?
 - b En welke conclusie kun je trekken ten aanzien van zwaartekracht, hoeveelheid licht en stengelgroei?

▼ **Afb. 48**

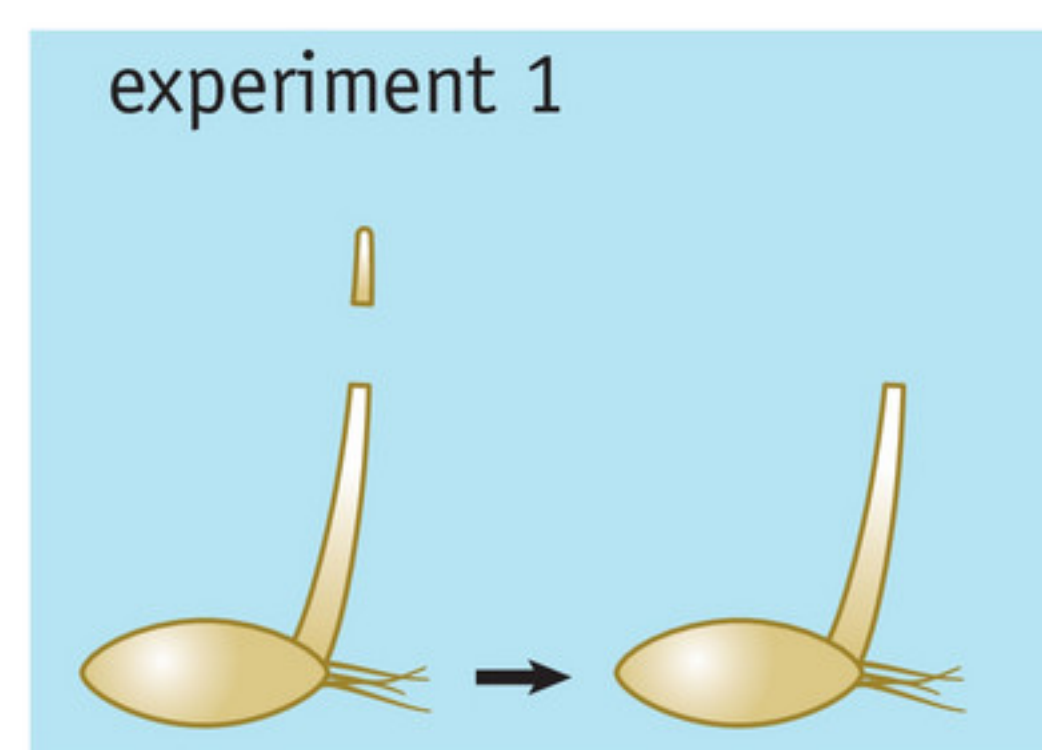
ONDERZOEK		SEEDS IN SPACE																	
Inleiding	Tijdens het scholierenexperiment ‘Seeds in Space’ in 2004 liet de Nederlandse astronaut André Kuipers in de ruimte zaadjes van de zandraket ontkiemen om te bepalen wat de invloed van zwaartekracht was op de groeirichting van kiemplantjes.																		
Onderzoeksvraag	Wat is de invloed van zwaartekracht op de groeirichting van kiemplantjes?																		
Hypothese	Zwaartekracht bepaalt de groeirichting van de wortel en de stengel van een kiemplantje.																		
Experiment	De zaadjes kiemden in gewichtloosheid in een groeikamer in volledige duisternis of in het licht. Na vier dagen werden de groeikamertjes opengemaakt en werd bepaald hoe groot de afwijking was van de te verwachten groeirichting.																		
Resultaat	In de grafieken staan de resultaten die zijn verkregen onder volledige lichtcondities. afwijking (in graden) <table><tr><th>Condition</th><th>Afwijking (in graden)</th></tr><tr><td>in licht, met zwaartekracht</td><td>10</td></tr><tr><td>in licht, zonder zwaartekracht</td><td>35</td></tr><tr><td>in donker, zonder zwaartekracht</td><td>90</td></tr></table> Legenda: - in licht, met zwaartekracht - in licht, zonder zwaartekracht - in donker, zonder zwaartekracht 1 groeirichting van de wortel afwijking (in graden) <table><tr><th>Condition</th><th>Afwijking (in graden)</th></tr><tr><td>in licht, met zwaartekracht</td><td>18</td></tr><tr><td>in licht, zonder zwaartekracht</td><td>22</td></tr><tr><td>in donker, zonder zwaartekracht</td><td>88</td></tr></table> 2 groeirichting van de stengel Bron: K. Buizer.			Condition	Afwijking (in graden)	in licht, met zwaartekracht	10	in licht, zonder zwaartekracht	35	in donker, zonder zwaartekracht	90	Condition	Afwijking (in graden)	in licht, met zwaartekracht	18	in licht, zonder zwaartekracht	22	in donker, zonder zwaartekracht	88
Condition	Afwijking (in graden)																		
in licht, met zwaartekracht	10																		
in licht, zonder zwaartekracht	35																		
in donker, zonder zwaartekracht	90																		
Condition	Afwijking (in graden)																		
in licht, met zwaartekracht	18																		
in licht, zonder zwaartekracht	22																		
in donker, zonder zwaartekracht	88																		
Conclusie																			

- 40 a Waardoor groeit een stengeltop naar het licht toe?
 b Aan welke zijde is bij een horizontaal geplaatste stengeltop de auxineconcentratie het hoogst? En aan welke zijde bij een horizontaal geplaatste worteltop?
 c Bij haverkiemplantjes blijkt van de stengel alleen de uiterste top gevoelig te zijn voor de richting van het licht.
 Bedenk een experiment waarmee je dit kunt aantonen.
- 41 Charles Darwin toonde al aan dat de lengtegroei van stengels en wortels vanuit de toppen wordt geregeld. Toch duurde het nog tot 1928 voordat de Nederlandse bioloog Went ontdekte waaruit deze beïnvloeding bestaat. In afbeelding 49 staan vier experimenten beschreven.
- a Formuleer de onderzoeksvraag voor experiment 1.
 b Formuleer een hypothese voor experiment 1.
 c Waarom zette Went een experiment op met dezelfde probleemstelling als Charles Darwin dertig jaar eerder?
 d Went veronderstelde dat in de uiterste top van een stengel een stof wordt geproduceerd die de lengtegroei regelt.
 Ondersteunen de resultaten van experiment 2 deze veronderstelling? Leg je antwoord uit.
 e Waarom voerde Went experiment 3 uit?
 f Beschrijf de controleproef die bij experiment 3 hoort.
 g Waarom voerde Went experiment 4 uit?

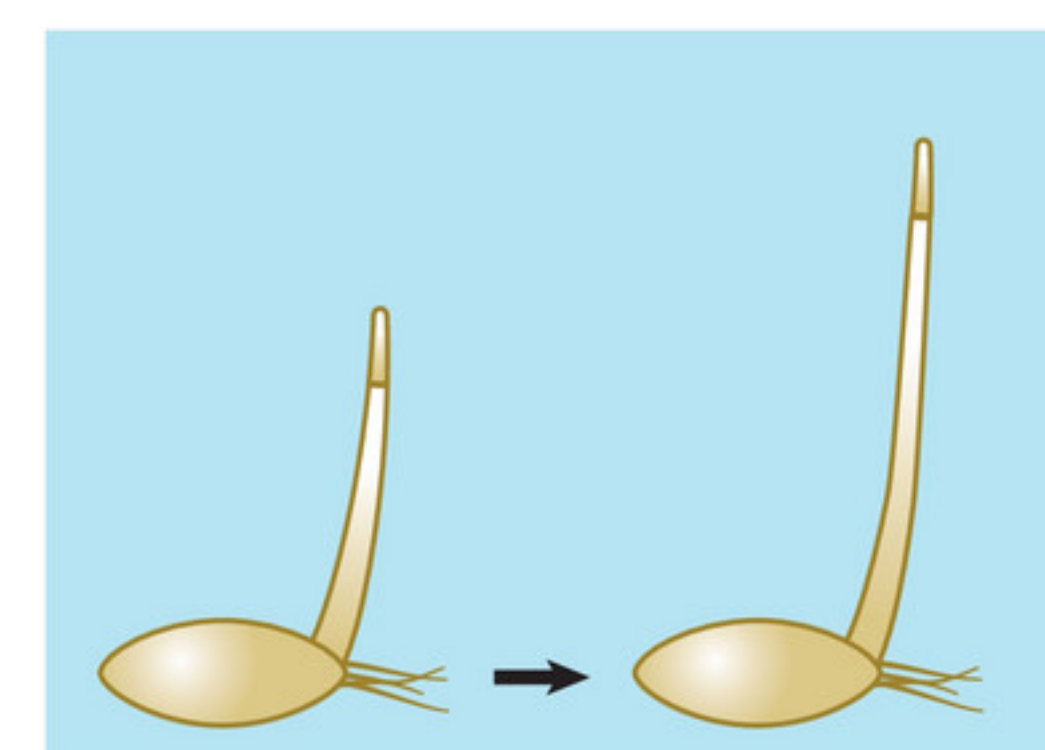
▼ **Afb. 49** Proeven met kiemplanten van haver.



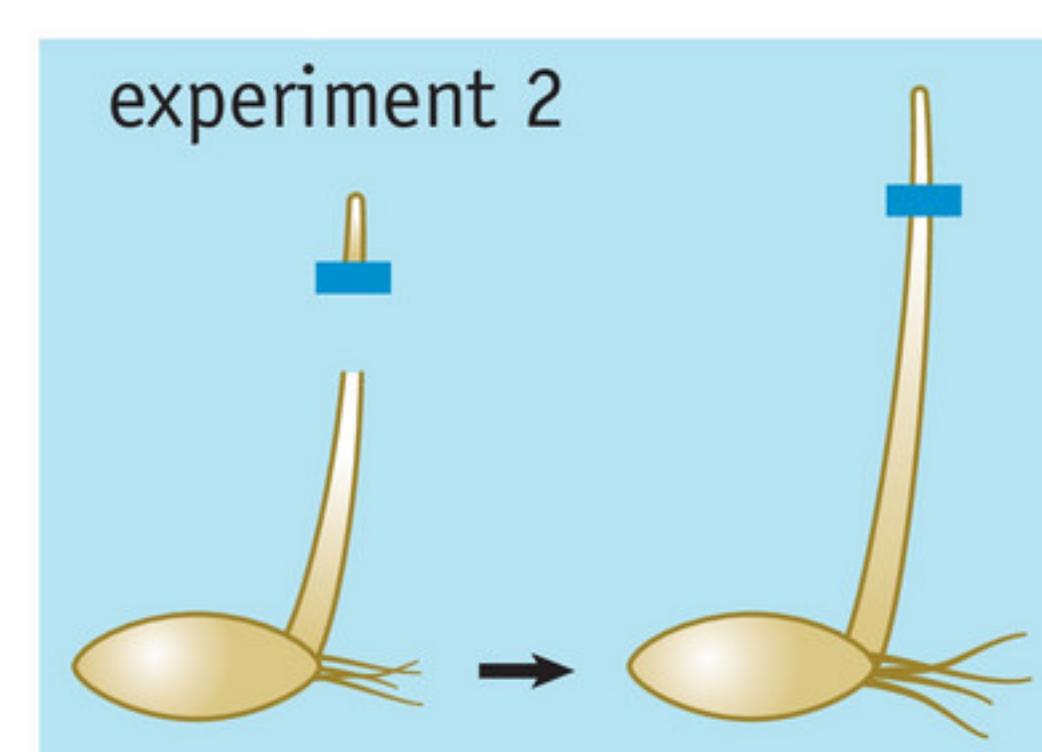
normale groei



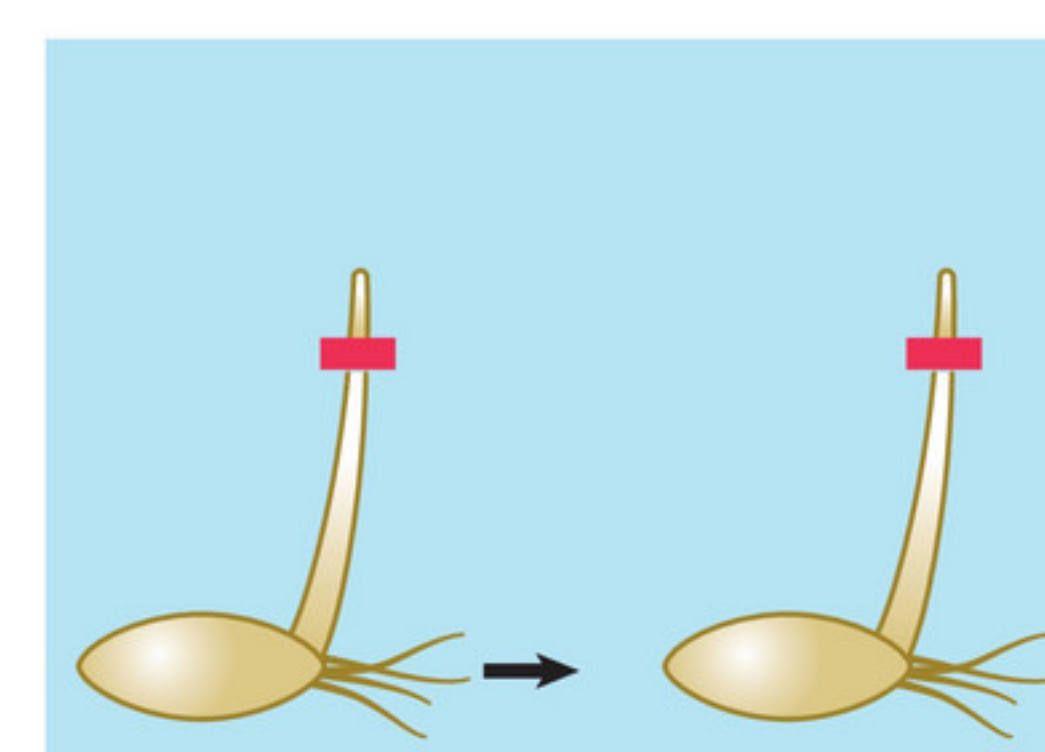
weggesneden top



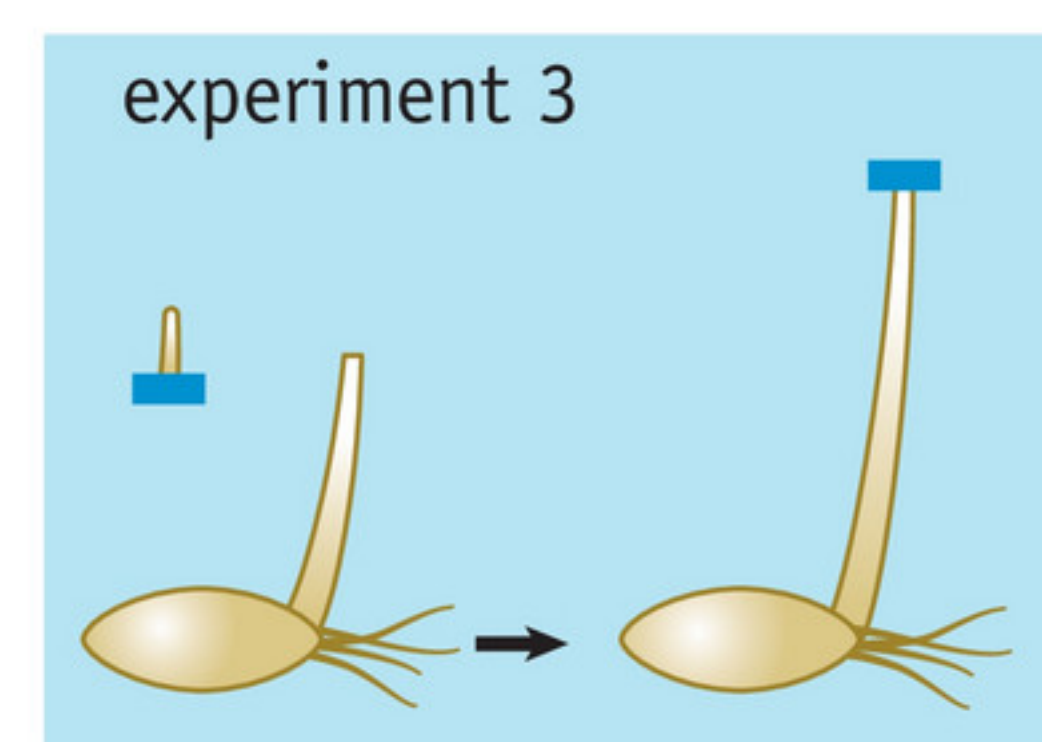
afgesneden top teruggeplaatst



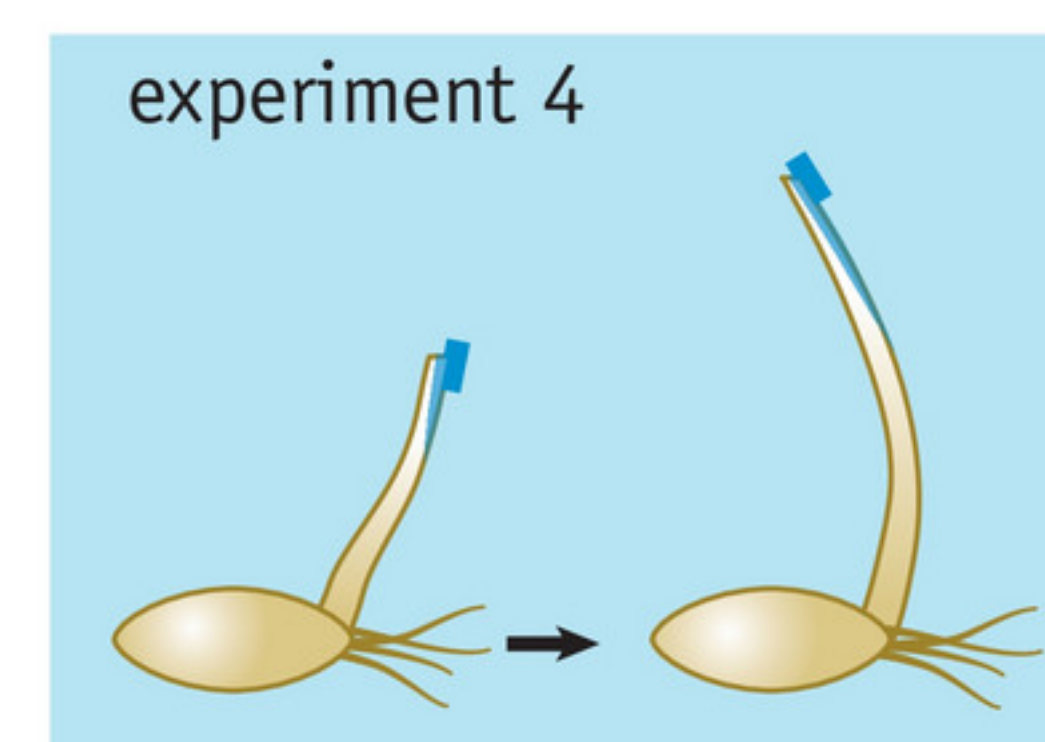
agarblokje (een soort gelatine) tussengeplaatst (agar laat stoffen door)



micablokje tussengeplaatst (mica laat geen stoffen door)



top op agarblokje en daarna agarblokje teruggeplaatst



als een zijde auxine krijgt via een agarblokje ontstaat een tegenovergestelde kromming

ETHYLEEN

Het gas ethyleen (of etheen) stimuleert de rijping van vele soorten fruit. Onrijp fruit bevat pectine, een soort lijmstof die plantencellen dicht bij elkaar houdt. Onrijp fruit is daardoor hard, zodat het de ontwikkeling van zaden beschermt. Wanneer de zaden voldoende zijn ontwikkeld, gaat het fruit ethyleen afgeven en begint het rijpingsproces. Ethyleen stimuleert de vorming van enzymen die zorgen voor geur- en kleurverandering, de omzetting van zetmeel en zuren in suikers en het zachter worden van het vruchtvlees. Dit laatste gebeurt door pectinase dat de stof pectine afbreekt.

opdrachten

- 42

Bananen die je in Nederland koopt, zijn in het land van herkomst groen geplukt.

a

Waardoor is dit onrijpe fruit toch rijp geworden?

b

Rijp fruit stimuleert op zijn beurt de vorming van nog meer ethyleen. Hoe wordt een dergelijk proces ook wel genoemd?

c

Waardoor rijpt fruit sneller tussen ander fruit?

d

Ethyleen stimuleert de vorming van enzymen die fruit sappiger en zoeter maken. Een voorbeeld is amylase, dat zetmeel omzet in glucose. Welke invloed zal deze omzetting hebben op de osmotische waarde van een rijpende vrucht?

e

Leg uit dat vruchten sappiger worden door de omzetting van zetmeel in glucose.
- 43

a

Formuleer de onderzoeksvraag bij het onderzoek van afbeelding 50.

b

Beschrijf een experiment waarmee je de onderzoeksvraag kunt beantwoorden.

▼ Afb. 50

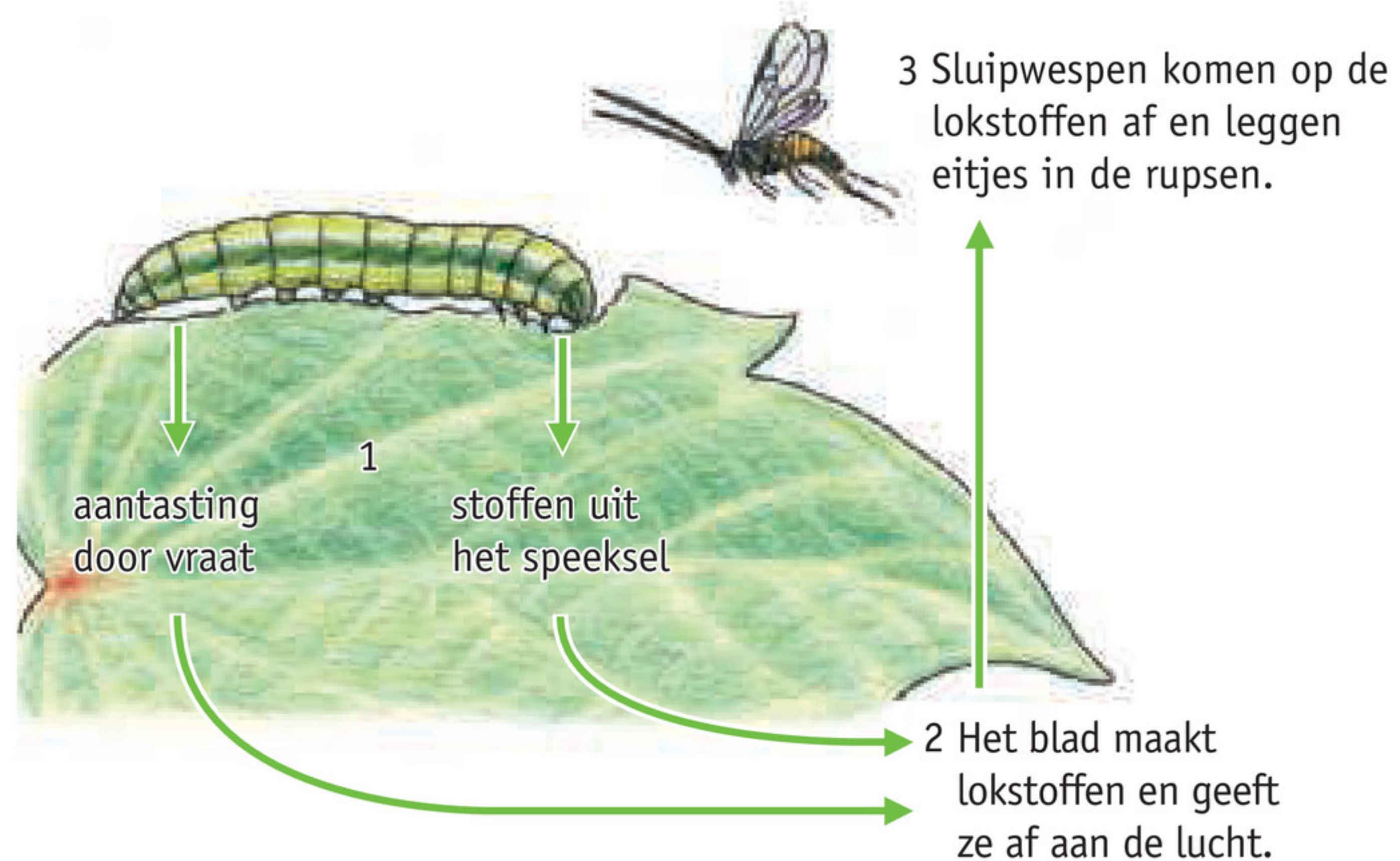
ONDERZOEK		ETHYLEEN BIJ BANANEN
Inleiding	Veel mensen hebben een voorkeur voor minder rijpe bananen. Op het internet circuleren filmpjes met daarin tips die voorkomen dat bananen snel rijp worden. Een van die tips is om de bovenkant van de banaan in een stuk plasticfolie te wikkelen (zie de afbeelding).	
Onderzoeksvraag	–	
Hypothese	Bananen rijpen minder snel als je ze aan de bovenkant luchtdicht afsluit.	
Experiment	–	
Resultaat	De tros bananen waarvan de bovenkant luchtdicht is afgesloten, rijpt minder snel dan de andere tros.	
Conclusie	De hypothese is bevestigd.	

BESCHERMING

Planten staan aan het begin van de voedselketen en worden dus voortdurend gegeten door dieren. Om zich te beschermen tegen vraat of infecties hebben planten afweermechanismen ontwikkeld. Deze afweermechanismen kun je onderverdelen in drie groepen: mechanische afweer, chemische afweer en indirecte afweer.

Onder **mechanische afweer** vallen uiterlijke aanpassingen, zoals haren, stekels en doorns om vraat tegen te gaan. Bij **chemische afweer** maken planten stoffen aan die niet lekker zijn of zelfs dodelijk zijn voor herbivoren. Cafeïne bijvoorbeeld verlamt bepaalde insecten, terwijl nicotine dodelijk is. Bij **indirecte afweer** maakt een plant een lokstof aan die de natuurlijke vijand van zijn belager aantrekt. Een voorbeeld van zo'n belager is de rups van het koolwitje, met als natuurlijke vijand de sluipwesp. Als reactie op vraat maakt de plant een lokstof aan die sluipwespen aantrekt (zie afbeelding 51). De eitjes van de sluipwesp ontwikkelen zich in de rups en eten deze van binnenuit op.

► **Afb. 51** Een plant verdedigt zich tegen een rups met behulp van een sluipwesp.



Planten beschermen zich tegen uitdroging door bij hitte hun huidmondjes te sluiten. Daarnaast helpen fysieke aanpassingen tegen waterverlies, zoals een dikke cuticula, verzonken huidmondjes en beharing. Sommige planten zijn chemisch aangepast aan droogte, doordat hun stofwisseling anders werkt. Er zijn bijvoorbeeld planten die 's nachts koolstofdioxide kunnen vastleggen. Overdag gebruiken ze het koolstofdioxide bij de fotosynthese.

opdrachten

- 44
- In afbeelding 52 is een onderzoek weergegeven naar bescherming tegen vraat door haartjes.
- a

Hoe kunnen harige peultjes bij sojaplanten ontstaan?
- b

Stel een hypothese op bij dit onderzoek.
- c

Waarom kijken onderzoekers eerst naar de *p*-waarde van de resultaten voordat ze een conclusie trekken?
- d

Als de *p*-waarde van de resultaten tussen de verschillende groepen kleiner is dan 0,05, wat is dan de conclusie van dit onderzoek?
- e

Is dit onderzoek waarbij drie soorten plantjes werden gebruikt valide? Leg je antwoord uit.
- f

Hoe zou je dit experiment kunnen verbeteren?
- g

Leg uit dat harige peultjes bij sojaplanten een evolutionair voordeel hadden.

▼ Afb. 52

ONDERZOEK		HAARTJES BESCHERMEN TEGEN VRAAT
Inleiding	Planten met haartjes lijken beter beschermd te zijn tegen vraat dan planten zonder haartjes. Om dit te onderzoeken, kweekten onderzoekers in drie verschillende kassen sojaplanten waaraan peultjes groeiden met veel, weinig en geen haartjes.	
Onderzoeksvraag	Zijn sojabonen met haartjes beter beschermd tegen vraat door kevers?	
Hypothese	–	
Experiment	In drie verschillende kassen staan sojaplanten waaraan peultjes groeien met respectievelijk veel, weinig en geen haartjes. In elke kas worden kevers losgelaten. Na 24 uur wordt gekeken wat de schade aan de peultjes is.	
Resultaat	Peultjes met veel haartjes vertonen 10% vraat, peultjes met weinig haartjes vertonen 25% vraat en gladde peultjes vertonen 40% vraat.	
Conclusie	–	

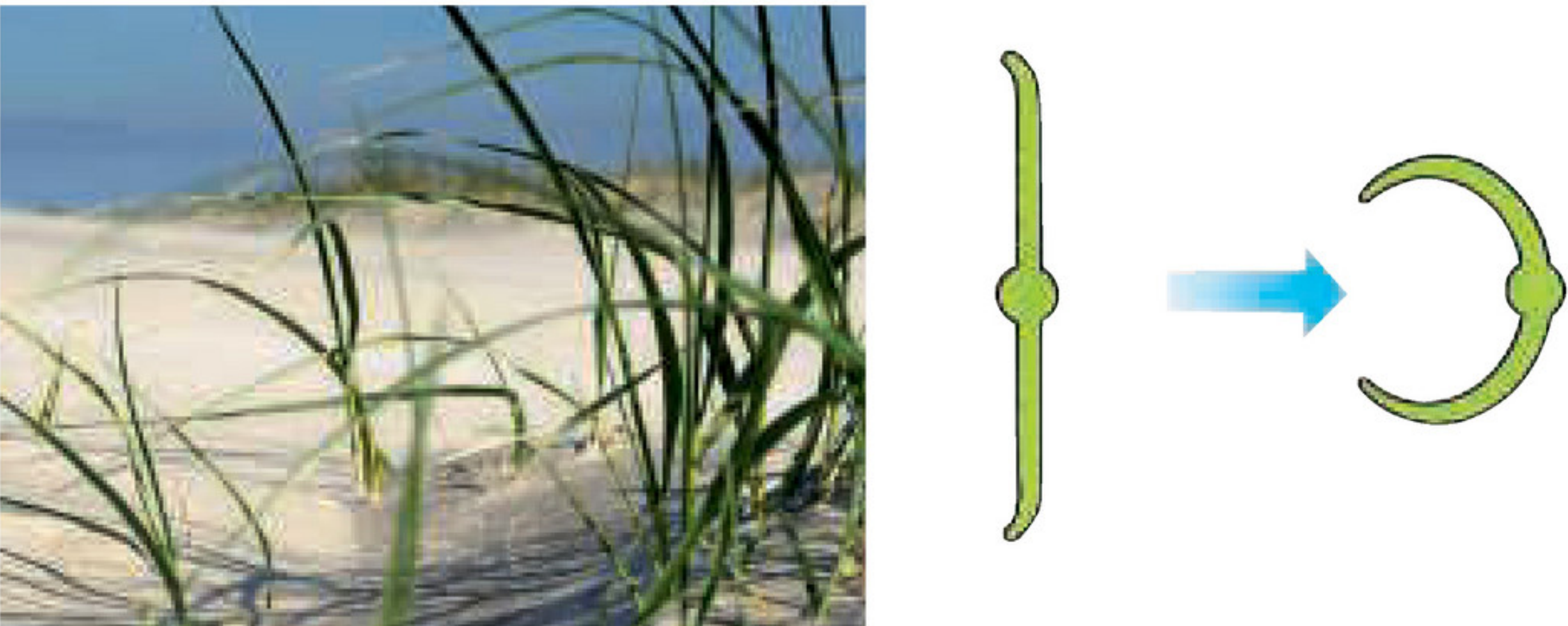
- 45
- Bij CAM-planten (CAM = Crassulacean Acid Metabolism) gaan de huidmondjes 's nachts open en overdag dicht. In deze planten wordt in het donker CO₂ vastgelegd in de vorm van appelzuur. In het licht wordt CO₂ weer uit dit appelzuur vrijgemaakt en gedeeltelijk verbruikt bij de fotosynthese.
- a

Wordt bij CAM-planten het openen van de huidmondjes bevorderd door een lage of een hoge CO₂-spanning in de bladeren? Leg je antwoord uit.
- b

In wat voor milieu zullen CAM-planten waarschijnlijk vooral worden aangetroffen? Leg je antwoord uit.
- c

Het gevormde appelzuur wordt opgeslagen in de vacuolen van de bladcellen en heeft daardoor invloed op de turgor van deze cellen.
Is de turgor van bladcellen van een CAM-plant aan het einde van een dag lager dan, gelijk aan of hoger dan aan het einde van de nacht?
- 46
- Leg aan de hand van afbeelding 53 uit hoe helmgras zich tegen droogte beschermt.

► Afb. 53 Helmgras.



Intelligente planten

Planten saai? Welnee. De wereld van de planten is minstens zo wonderbaarlijk als die van de dieren. Planten kunnen paren zonder van hun plek te komen. Ze kunnen prooien vangen en verteren zonder zich te bewegen en zonder verteringsstelsel. Ze werken samen met andere dieren, kunnen waarnemen zonder zintuigen en vertonen intelligentie zonder centraal zenuwstelsel. Om met het laatste te beginnen. De wortels van planten werken samen om een plant in evenwicht te houden en navigeren door de bodem op zoek naar water en mineralen. Ze weten wat boven en beneden is en nemen kou, warmte en chemische stoffen waar. Bij dieren zou je dit een vorm van intelligentie noemen. Waarom dan niet bij planten?

Planten zijn goed in communiceren. Vooral als het om voortplanting gaat. Zo geven veel planten als beloning nectar aan bestuivende insecten. Andere planten blijken bestuivers helemaal niet te belonen, maar juist te bedriegen. De tongorchidee bijvoorbeeld geeft een feromoon af met de geur van een vrouwelijke wesp, waardoor een wespenman wordt gelokt. De wespenman bespringt de bloem, ontdekt het bedrog en vertrekt. Maar wel met stuifmeel aan zijn lijfje. De bladeren van de venusvliegenvanger, een vleesetende plant, klappen pas dicht nadat een insect zich twee keer binnen een minuut heeft gestoten aan een voelhaartje (zie afbeelding 54). Dat betekent dat deze plant een geheugen heeft van een minuut en tot twee kan tellen.

▼ **Afb. 54** Venusvliegenvanger.



opdracht

- 47 Bedenk in tweetallen een onderzoek waarin je een reactie van een plant op zijn omgeving bestudeert. Je kunt hierbij denken aan de invloed van geluid, stroom of geur op de groei(richting) van planten. Formuleer een onderzoeksvraag en een hypothese en stel een werkplan op.

Je hebt nu de basisstof van dit thema doorgewerkt.

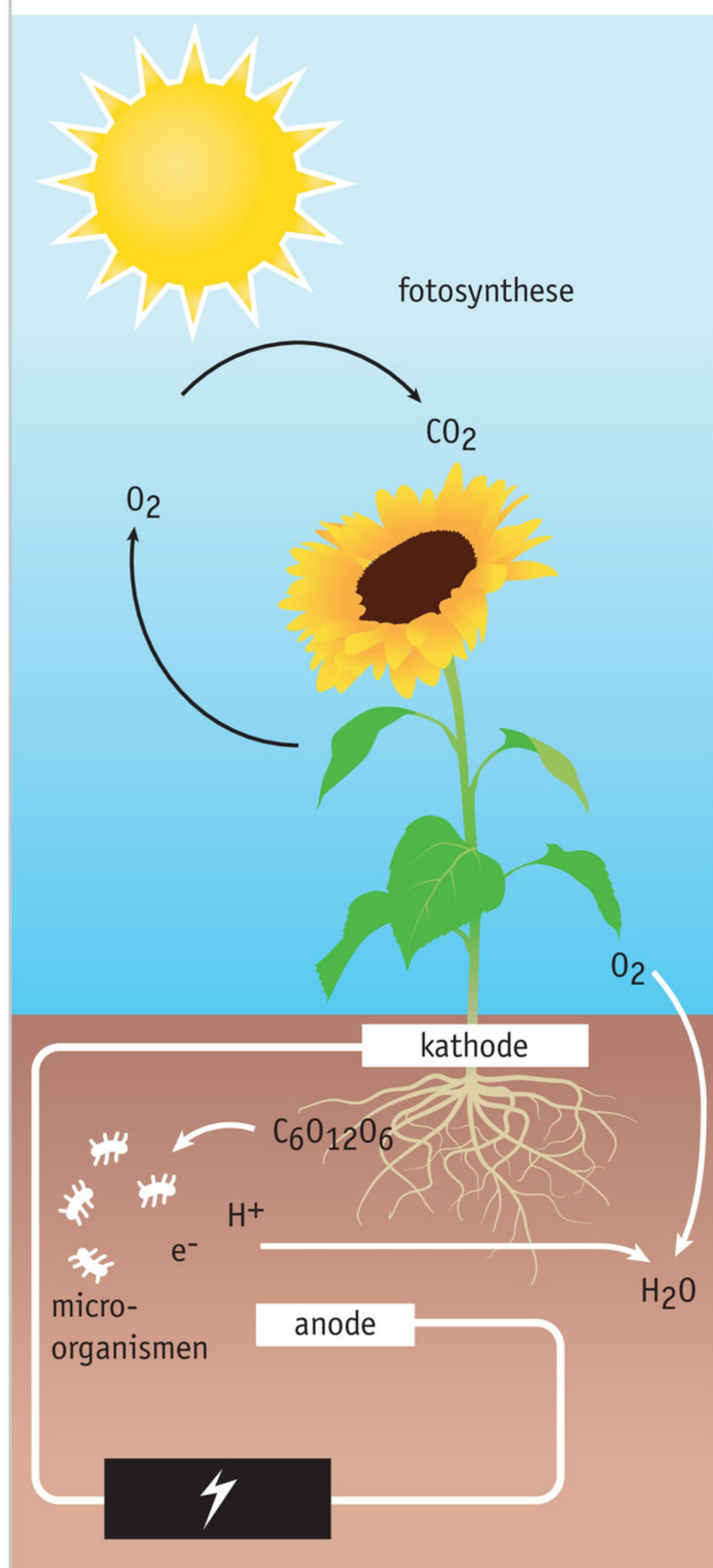
- Doe online de verrijkingsstoffen, flitskaarten en Test Jezelf.
- Ga in het boek verder met de Samenhang en de Examentrainer.

Leerdoelen

- Je kunt de stofwisseling van planten toelichten voor verschillende organisatieniveaus van de biologie.
- Je kunt de biologische vakvaardigheden evolutionair en ecologisch denken toepassen op de stofwisseling van planten.

► **Afb. 1** Waterbakken met planten bij het Christelijk College Zeist.

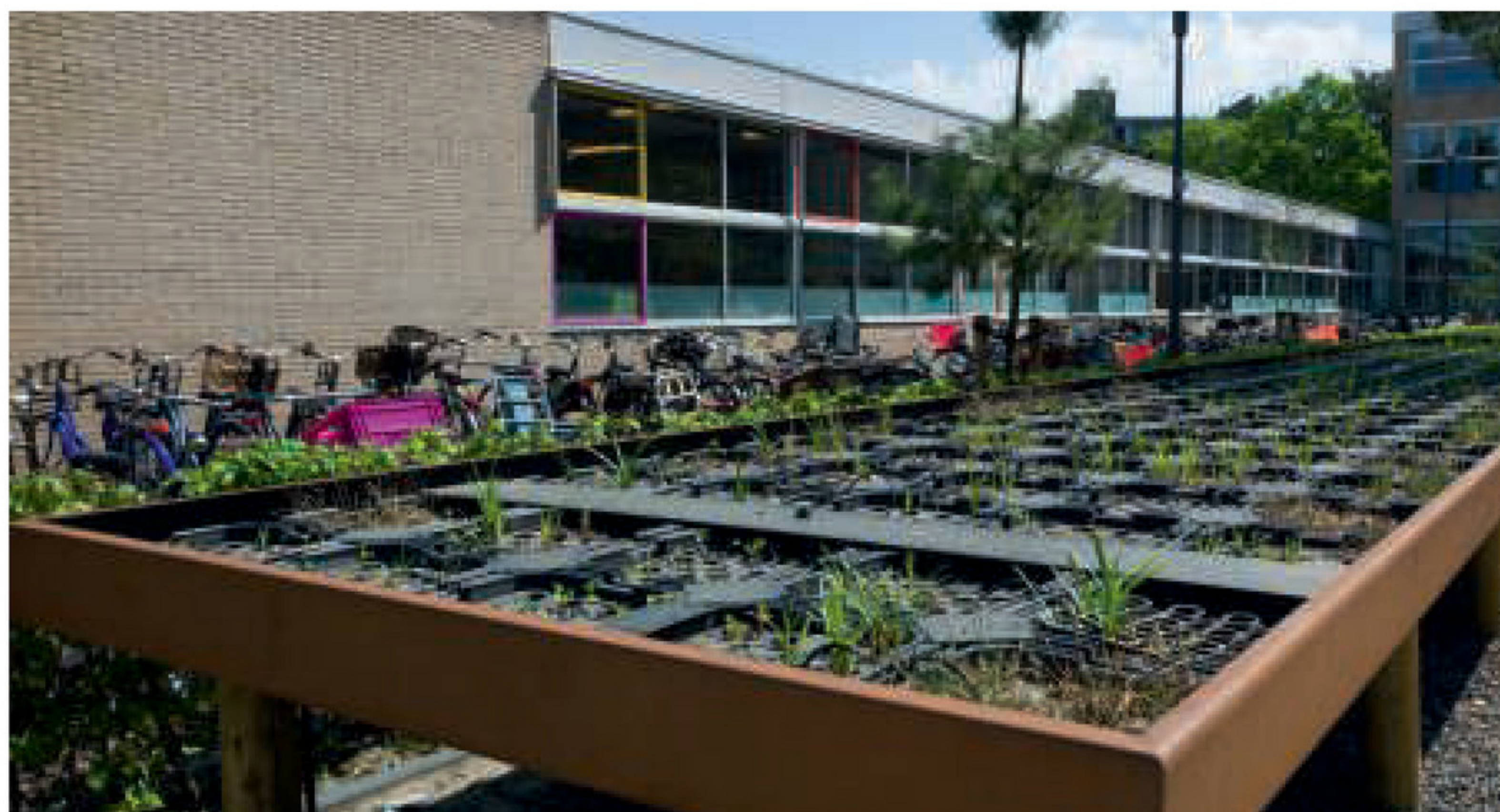
▼ **Afb. 2** Elektroden vangen elektronen op.



Een plantenbak als elektriciteitscentrale

Planten die de stroom leveren voor de wifi-hotspot van een middelbare school? Vangrails verlichten door bermenplanten? Het gebeurt in Nederland. Levende planten zijn misschien wel de energieleveranciers van de toekomst.

Levende planten kunnen dienen als energiebron zonder dat ze daar veel schade van ondervinden. In Ede en Zaandam krijgen ledlampen in een kunstwerk hun elektriciteit van 100 m² bermenplanten. Op het Christelijk College Zeist (CCZ) wekken vierduizend planten (samen 100 m²) stroom op voor de wifi-hotspot op het schoolplein (zie afbeelding 1). Achter deze toepassingen zit het Wageningse bedrijf Plant-e.



In het Europese project PlantPower onderzoeken wetenschappers of de technologie waarbij planten dienen als bron voor schone en hernieuwbare energie, geschikt is voor grootschalige toepassing. Daarbij kijken ze naar de technische haalbaarheid, maar ook naar de economische rentabiliteit. Plant-e vertaalt de technologie naar tastbare producten.

Plant-e is opgericht door directeur Marjolein Helder. Zij ontwikkelde de techniek van elektriciteit leverende planten tijdens haar promotieonderzoek aan de Wageningen Universiteit. Helder ziet veel voordelen ten opzichte van bestaande duurzame energiebronnen: 'Het voordeel van planten is dat je er dag en nacht energie uit kunt halen, ook als de zon niet schijnt of als het niet waait. En planten vangen CO₂ af, waar andere vormen van duurzame energie CO₂ uitstoten.' Daarnaast leiden planten niet tot horizonvervuiling en nemen ze geen (extra) ruimte in beslag. Koeien kunnen dus gewoon blijven grazen op een grasveld waar elektriciteit wordt opgewekt.

De drijvende kracht achter de technologie van Plant-e is fotosynthese. De organische stoffen die de plant bij dit proces maakt, zoals glucose, worden voor een groot deel gebruikt voor groei en opslag van reservestoffen. Een klein deel lekt uit het wortelstelsel – vooral uit de wortelharen – en komt in de bodem en het grondwater. De bacteriën die daar leven, breken de organische stoffen af tot anorganische stoffen. Daarbij komen elektronen vrij, die worden opgevangen door elektroden (zie afbeelding 2). Daarmee kun je bijvoorbeeld je mobieltje opladen of een ledlampje laten branden.

Het systeem werkt nog niet optimaal: het is nu nog duur en levert weinig energie. Maar dat kan snel veranderen. Plant-e onderzoekt of de technologie kan worden ingezet in rijstvelden, moerassen of rivierdelta's. 'Als onze technologie wordt doorontwikkeld, kan met 15% van de wetlands in de wereld worden voorzien in de huidige elektriciteitsbehoefte,' stelt Helder. Dat zou goed nieuws zijn voor de meer dan één miljard mensen op aarde die nog geen toegang hebben tot elektriciteit.

Organisatie-niveau	Begrip
Biosfeer	
Ecosysteem	
Populatie	
Organisme	
Orgaanstelsel	
Orgaan	
Cel	
Molecuul	

opdrachten

- 1

Neem de tabel over en vul de begrippen in bij het juiste organisatieniveau. Kies uit: *anorganische stoffen* – *bacterie (2x)* – *bacteriën* – *CO₂-uitstoot* – *glucose* – *grasveld* – *moeras* – *organische stoffen* – *plant* – *rijstveld* – *schone energie* – *water* – *weiland* – *wortelhaar* – *wortelstelsel*.
- 2

Noem drie abiotische en twee biotische factoren die een rol spelen in het bodemecosysteem.
- 3

Beschrijf de rol van planten in de koolstofkringloop.
- 4

Plant en bacterie vormen in de opstelling een symbiose. Om welke vorm van symbiose gaat het? Leg je antwoord uit.
- 5

Planten produceren meer glucose dan ze zelf verbranden. Ze moeten dus glucose opslaan.
In welke delen van de plant slaat de plant een teveel aan glucose op?
- 6

Modulen met verschillende planten kunnen op daken van gebouwen worden geplaatst om zo direct het gebouw van energie te voorzien. Bijkomend voordeel is dat dit zorgt voor een betere isolatie, waterregulatie van platte daken en meer biodiversiteit. Leg dit laatste uit.
- 7

In de herfst en winter vindt er geen fotosynthese plaats. Toch kan een systeem met planten dan nog steeds elektriciteit leveren. Leg dit uit.
- 8

Gewassen in de tuinbouw zijn niet geschikt voor het systeem van Plant-e. Ze leveren te weinig energie. Leg dat uit.
- 9

Bij de afbraak van organische stoffen komen elektronen vrij. Onder anaerobe omstandigheden worden die elektronen door andere bacteriën gebruikt om methaan te vormen.
Leg uit waardoor rijstvelden duurzamer (milieuvriendelijker) worden met de technologie van Plant-e.

practicumopdracht 1

MATERIAAL

- een klaargemaakt preparaat van een dwarsdoorsnede van de stengel van een boterbloem of andere kruidachtige plant
- een microscoop
- tekenmateriaal

practicumopdracht 2

MATERIAAL

- een klaargemaakt preparaat van een lengtedoorsnede van een worteltop
- een loep
- een microscoop

practicumopdracht 3

MATERIAAL

- een klaargemaakt preparaat van een dwarsdoorsnede van een jonge wortel (bijvoorbeeld van een boterbloem)
- een microscoop

Practica

Dwarsdoorsnede stengel

» BASISSTOF 1

In deze practicumopdracht bekijk en teken je een dwarsdoorsnede van een stengel van een kruidachtige plant. Je gebruikt hiervoor een klaargemaakt preparaat van een boterbloem of een andere kruidachtige plant.

METHODE

- Bekijk het preparaat bij een vergroting van 100×.
- Maak een schematische tekening van een deel van de dwarsdoorsnede, waarin dekweefsel (epidermis of opperhuid), vaatweefsel en vulweefsel te zien zijn. Benoem de delen van de stengel.
- Bekijk de vaatbundels bij een vergroting van 400× en maak hier een tekening van. Geef in je tekening bastvaten, houtvaten en vulweefsel aan.

RESULTAAT

Een tekening waarin de epidermis, vaatbundels en vulweefsel zijn aangegeven en een tekening waarin de bastvaten, houtvaten en vulweefsel zijn aangegeven.

Worteltop

» BASISSTOF 1

In deze practicumopdracht bekijk en teken je een klaargemaakt preparaat van een worteltop. Het doel is dat je de weefsels in een worteltop kunt herkennen.

METHODE

- Bekijk het preparaat met de loep. Maak een schematische overzichtstekening van de gehele worteltop.
- Bekijk het preparaat bij een vergroting van 100× en zoek de verschillende zones op. Geef in je overzichtstekening aan waar de verschillende zones zich bevinden.
- Maak detailtekeningen van enkele cellen uit elke zone.

RESULTAAT

Overzichtstekeningen en detailtekeningen van enkele cellen uit elke zone van de worteltop.

Bouw van een wortel

» BASISSTOF 2

In deze practicumopdracht bekijk en teken je de dwarsdoorsnede van een wortel. Hiervoor gebruik je een klaargemaakt preparaat van een kruidachtige plant. Het doel van deze opdracht is dat je in een preparaat van een wortel de volgende delen kunt herkennen: bastvaten, cambium, centrale cilinder, endodermis, epidermis (opperhuid) en houtvaten.

practicumopdracht 4

MATERIAAL

- een blad, bijvoorbeeld van een tulp, liguster of Chinese roos, of de stengel van een boonplant
- een microscoop
- prepareermateriaal

► **Afb. 1** Een bladvliesje prepareren.

METHODE

- Bekijk het preparaat bij een vergroting van $40\times$. Maak een schematische overzichtstekening en zet de namen bij de delen.
- Bekijk de centrale cilinder bij een vergroting van $100\times$ en maak er een tekening van. Zet de namen bij de delen.

RESULTAAT

Een overzichtstekening van de wortel en een detailtekening van de centrale cilinder.

Huidmondjes

► BASISSTOF 2

In deze practicumopdracht bekijk en teken je huidmondjes. Hiervoor gebruik je een blad van een tulp, liguster of Chinese roos. Het doel van deze opdracht is dat je in een preparaat van een huidmondje de volgende delen kunt herkennen: epidermis (opperhuid) en sluitcel.

METHODE

- Maak een preparaat van een vliesje van een blad (zie afbeelding 1). Dit gaat ook goed met plakband.
- Bekijk het preparaat bij een vergroting van $100\times$ en zoek een huidmondje op.
- Bekijk het huidmondje bij een vergroting van $400\times$. Maak een tekening van het huidmondje met sluitcellen en omringende epidermiscellen.



1



2

RESULTAAT

Een tekening van een huidmondje met sluitcellen en omringende epidermiscellen.

practicumopdracht 5

MATERIAAL

- een takje waterpest van 5 cm lang
- een bekerglas van 250 mL
- een reageerbuis
- een felle lamp
- een thermometer
- 150 mL water op kamertemperatuur
- 150 mL water met een temperatuur van 40 °C
- 150 mL koolzuurhoudend water op kamertemperatuur

De intensiteit van de fotosynthese

» BASISSTOF 3

In afbeelding 2 is een proefopstelling weergegeven waarmee fotosynthese kan worden onderzocht. Als de opstelling in het licht wordt geplaatst, ontstaan er gasbelletjes. Deze worden in de reageerbuis opgevangen. In deze practicumopdracht onderzoek je de invloed van verschillende factoren op de intensiteit van de fotosynthese.

ONDERZOEKSVRAAG

Wat is de invloed van licht, temperatuur en de koolstofdioxideconcentratie op de intensiteit van de fotosynthese?

HYPOTHESE

Een hogere lichtintensiteit, temperatuur en koolstofdioxideconcentratie zorgen voor een sterkere fotosynthese.

METHODE

- Vul het bekerglas met 150 mL water op kamertemperatuur. Schuif het takje waterpest in de reageerbuis.
- Vul de reageerbuis met water en plaats deze ondersteboven in het bekerglas (zie afbeelding 2). Zorg voor voldoende licht.
- Noteer het aantal gasbelletjes dat in een minuut uit de waterpest opstijgt.
- Schijn met de lamp van korte afstand op de waterpest en tel opnieuw het aantal gasbellen per minuut.
- Herhaal het onderzoek met warm water (40 °C). Meet de watertemperatuur en noteer het aantal gasbellen per minuut.
- Herhaal het onderzoek met koolzuurhoudend water. Noteer het aantal gevormde gasbellen per minuut.

▼ **Afb. 2** Proefopstelling voor fotosyntheseonderzoek.



RESULTAAT

Noteer je waarnemingen en zet de resultaten van je experiment uit in een tabel en/of grafiek.

CONCLUSIE

Beantwoord de volgende vraag.

- 1 Wat is je conclusie? Ga uit van de gevonden resultaten.

DISCUSSIE

Beantwoord de volgende vragen.

- 2 Waarom wordt in dit onderzoek het aantal gasbelletjes per minuut genoteerd?
- 3 Waardoor is het aantal gasbelletjes per minuut in warm water (40 °C) hoger dan in water van kamertemperatuur?
- 4 Leg uit dat CO₂ in normaal water een beperkende factor is.
- 5 Wat is het verband tussen een sterkere fotosynthese en een hogere plantenopbrengst?
- 6 De beschreven onderzoekjes geven globaal aan wat de invloed is van licht, temperatuur en koolstofdioxideconcentratie op de fotosynthese.
Beschrijf een aanvullend onderzoek waarin je in meer detail de invloed van de temperatuur op de fotosynthese kunt aantonen.

Samenvatting

LEERDOEL 1 ►► BASISSTOF 1

Je kunt beschrijven hoe lengte- en diktegroei bij kruid- en houtachtige planten plaatsvindt en dat stamcellen hiervoor verantwoordelijk zijn.

- Meristemen (deelweefsels) bevinden zich in de toppen van wortels en stengels, in knoppen, in jonge bladeren en in het cambium.
 - Stamcellen in meristemen zijn verantwoordelijk voor de groei van planten.
 - Na celdeling blijft één dochtercel in het meristeem liggen; de andere dochtercel ondergaat celstrekking, celdifferentiatie en celspecialisatie.
- Lengtegroei leidt tot verlenging van een plant (bij zowel kruidachtige als houtachtige planten).
- Diktegroei leidt tot verdikking van wortel en stengel (alleen bij houtachtige planten).
 - Naar binnen toe ontstaan houtcellen.
 - Naar buiten toe ontstaan bastcellen.
- Jaarring: al het hout dat in één jaar is gevormd.
 - Voorjaars hout: wijde houtvaten met dunne wanden (lichtgekleurd).
 - Zomerhout: nauwe houtvaten met dikke wanden (donkergekleurd).
 - Jaargrens: scherpe overgang tussen zomerhout en voorjaars hout (in herfst en winter geen cambiumactiviteit).

LEERDOEL 2 ►► BASISSTOF 2

Je kunt beschrijven hoe planten water met mineralen opnemen, transporteren en afgeven.

- Transport van water met daarin opgeloste stoffen vindt plaats via de houtvaten en de bastvaten.
 - Houtvaten vervoeren water en zouten van de wortels naar de bladeren (anorganische sapstroom).
 - Bastvaten vervoeren water en assimilatieproducten van de bladeren naar alle delen van de plant (organische sapstroom).
- Worteldruk:
 - Endodermiscellen zorgen voor actief transport van zouten naar de centrale cilinder.
 - Door osmose diffundeert water via de endodermiscellen naar de centrale cilinder.
 - Daardoor stijgt water met opgeloste mineralen in de houtvaten (worteldruk).
 - Bandjes van Caspary verhinderen het terugstromen van water en opgeloste zouten.

- Waterpotentiaal: bepaalt en verklaart de verplaatsing van water in planten en dieren.
 - De waterpotentiaal is afhankelijk van de osmotische druk en de turgordruk ($\psi_w = \psi_s + \psi_p$).
- Transport van water en zouten (anorganische sapstroom) in houtvaten:
 - door verdamping van water uit de bladcellen wordt water aangezogen uit de houtvaten;
 - door capillaire werking van de houtvaten;
 - door worteldruk (o.a. 's nachts bij sommige soorten planten).
- Bastvaten transporteren organische producten van de fotosynthese, mineralen en hormonen door de plant.
 - De stroom gaat van een suikerbron naar plaatsen waar de suiker nodig is of naar opslagweefsel.
 - Voorbeelden van suikerbronnen zijn bladeren, stengels, wortels, bollen en knollen.
 - Voorbeelden van opslagweefsel zijn wortels, bollen en knollen.

LEERDOEL 3 ►► BASISSTOF 2

Je weet hoe huidmondjes de gaswisseling van planten reguleren en dat de opname van koolstofdioxide in relatie staat met de afgifte van water.

- Via huidmondjes gaat koolstofdioxide naar binnen en gaan waterdamp en zuurstof naar buiten.
 - Watervlies kan worden beperkt door de huidmondjes te sluiten.
- Diffusie van koolstofdioxide en zuurstof vindt plaats via bladeren, stengels en wortels:
 - in bladeren via huidmondjes, luchtholten en intercellulaire ruimten;
 - in jonge stengels en wortels via de epidermis;
 - in kruidachtige stengels via huidmondjes.

LEERDOEL 4 ►► BASISSTOF 3

Je kunt uit de opname en afgifte van zuurstof en koolstofdioxide door een plant de intensiteit van de fotosynthese (koolstofassimilatie) afleiden.

- Voor de bepaling van de intensiteit van de fotosynthese zijn twee gegevens nodig:
 - in het licht: de hoeveelheid O_2 die een plant afgeeft (of de hoeveelheid CO_2 die een plant opneemt);
 - in het donker: de hoeveelheid O_2 die een plant opneemt (of de hoeveelheid CO_2 die een plant afgeeft).
 - Uit het verschil kan de intensiteit van de dissimilatie worden afgeleid.
- De intensiteit van de fotosynthese wordt bepaald door de beperkende factor.

LEERDOEL 5 ►► BASISSTOF 3**Je kunt beschrijven hoe opslag van assimilatieproducten (organische stoffen) in planten plaatsvindt.**

- Glucose wordt omgezet in andere koolhydraten en in eiwitten en vetten.
 - Zetmeel wordt overdag tijdelijk in de bladeren opgeslagen.
 - Vooral 's nachts: transport van sacharose via bastvaten naar andere delen van de plant.

LEERDOEL 6 ►► BASISSTOF 4**Je kunt verschillende manieren van voortplanting bij planten beschrijven.**

- Bloemen zijn samengesteld uit aangepaste bladeren.
 - Meeldraad (mannelijk voortplantingsorgaan): vormt stuifmeelkorrels (n) in de helmknoppen.
 - Stamper (vrouwelijk voortplantingsorgaan): bevat vruchtbeginsel met een of meer zaadbeginsels. Elk zaadbeginsel bevat één eicel.
 - Kelkbladeren en kroonbladeren.
- Na bestuiving kan uit een stuifmeelkorrel een stuifmeelbuis groeien naar een zaadbeginsel.
- Bevruchting: de kern van een stuifmeelkorrel versmelt met de eicelkern: er ontstaat een zygote ($2n$).
- Ongeslachtelijke voortplanting: een deel van een individu groeit uit tot een nieuw individu.
 - Door mitose en celdeling.
 - Nakomelingen hebben hetzelfde genotype als de ouder (kloon).
 - Op natuurlijke wijze: bijv. bollen, knollen en uitlopers.
 - Op kunstmatige wijze: bijv. stekken, enten en weefselkweek.

LEERDOEL 7 ►► BASISSTOF 5**Je weet dat planten met behulp van signaalstoffen reageren op interne en externe signalen.**

- Signaalstoffen zijn plantenhormonen die betrokken zijn bij o.a. groeirichting, rijping en bescherming.
 - Auxine wordt gevormd in de uiterste toppen van stengels en wortels en bevordert de lengtegroei en celstrekking.
 - Ethyleen stimuleert de rijping van fruit.
- Fototropie: de groeirichting wordt beïnvloed door licht.
 - De productie van auxine wordt geremd door licht, waardoor de belichte kant minder auxine heeft dan de schaduwzijde.
 - Hierdoor groeien planten naar het zonlicht toe (positieve fototropie).

- Geotropie: de groeirichting wordt beïnvloed door zwaartekracht.
 - Een worteltop is positief geotroop, doordat bij wortels een verhoogde auxineconcentratie leidt tot een remming van lengtegroei en celstrekking.
 - Stengels zijn negatief geotroop.
- Planten beschermen zich tegen vraat of infecties door:
 - mechanische afweer: bijv. haren, stekels en doorns;
 - chemische afweer: aanmaak van stoffen die onsmakelijk of dodelijk zijn;
 - indirecte afweer: aanmaak van stoffen die de natuurlijke vijand van de belager aantrekken.
- Planten bezitten aanpassingen om uitdroging te voorkomen.
 - Fysiek: het sluiten van huidmondjes bij droogte, verzonken huidmondjes, een dikke cuticula.
 - Chemisch: aangepaste stofwisseling, bijv. CO_2 's nachts opnemen en vastleggen.

COMPETENTIES/VAARDIGHEDEN

Je hebt de volgende vaardigheden geoefend:

- doelgericht zoeken en selecteren van informatie;
- analyseren welke rol de stofwisseling van planten heeft in natuurwetenschappelijk onderzoek, beroepen en de dagelijkse praktijk;
- toepassen van verschillende fasen van natuurwetenschappelijk onderzoek;
- uitvoeren van een natuurwetenschappelijk onderzoek;
- verzamelen, bewerken en overzichtelijk weergeven van data;
- vorm-functiedenken op verschillende organisatieniveaus;
- beredeneren van gevolgen van veranderingen in een levensgemeenschap of ecosysteem (ecologisch denken);
- verklaren van afweermechanismen en voortplanting van planten met behulp van evolutiemechanismen (evolutionair denken);
- met elkaar in verband brengen van stofwisselingsprocessen van planten op verschillende organisatieniveaus (systeendenken).

Examentrainer

ZEESLAK DOET AAN FOTOSYNTHESE

Naar: examen vwo 2015-1, vraag 13, 15, 16, 17 en 18.

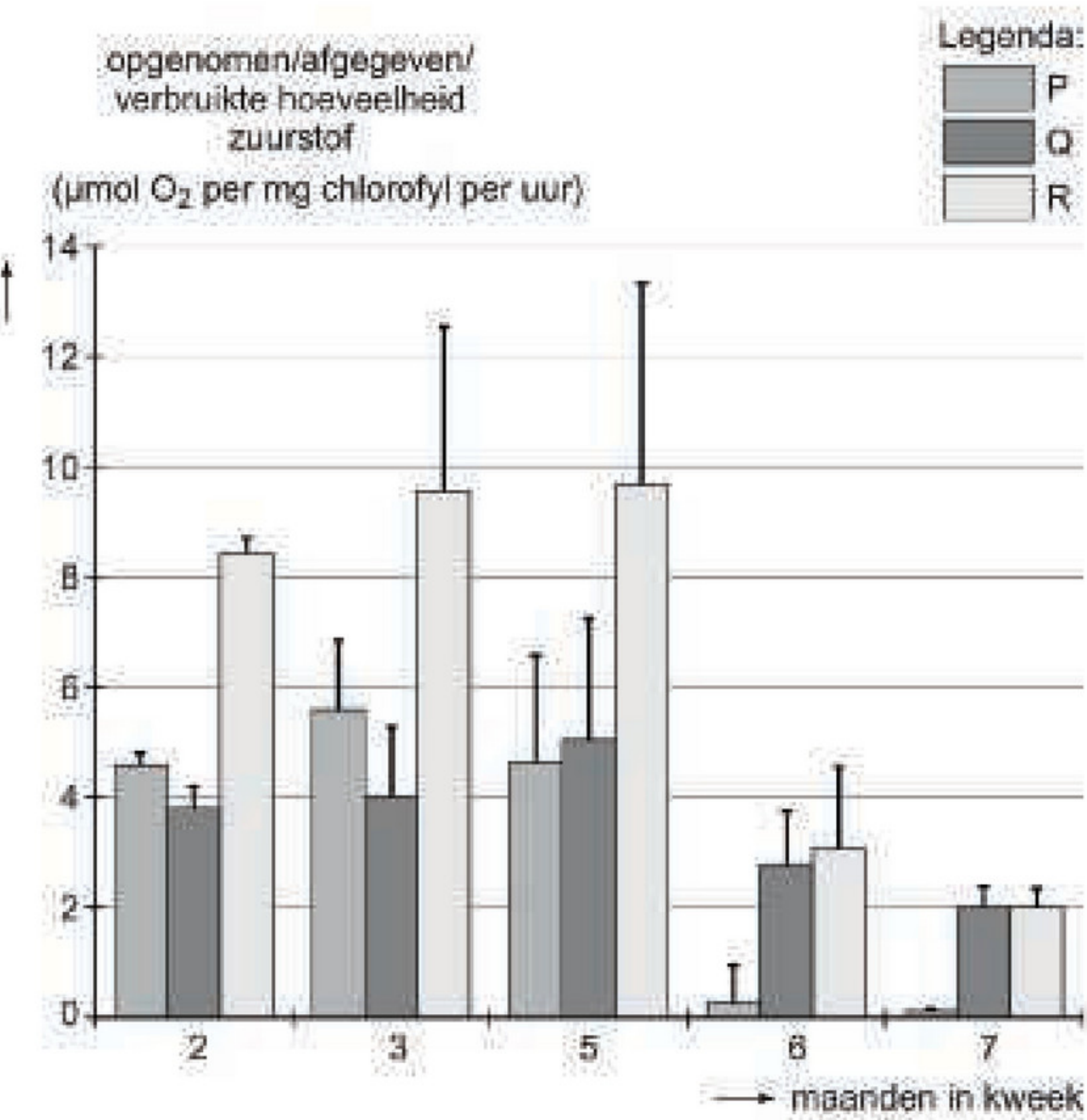
Dieren die in symbiose leven met planten, zijn al lang bekend. De groene zeeslak *Elysia chlorotica* gaat nog een stapje verder en gebruikt alleen de chloroplasten van de alg *Vaucheria litorea*.

Nadat jonge slakjes van de alg *Vaucheria litorea* hebben gegeten, worden de chloroplasten opgenomen door cellen van hun darmkanaal. De slakken hoeven de rest van hun leven niet meer te eten, omdat de chloroplasten in elk geval zes maanden blijven functioneren. Eenmaal in de slak delen de chloroplasten niet meer. Ze worden ook niet via de eitjes doorgegeven aan de nakomelingen van de slak. Doordat de slak een gen (PsbO) van de alg bezit, blijven de chloroplasten lange tijd werkzaam. In de loop van de evolutie heeft de slak dit gen op nog onbekende wijze overgenomen van de alg. Deze ‘horizontale genoverdracht’ stelt de slak misschien wel in staat verder te evolueren tot een volledig autotroof dier.

Bij een relatie zoals die tussen de alg *V. litorea* en de slak *E. chlorotica* spreekt men van kleptoplastie (*klepto* is Grieks voor stelen, *plastie* staat voor plastiden) en niet van symbiose.

1p 1 Waarom is symbiose in dit geval geen juiste term?

▼ **Afb. 1** Fotosyntheseactiviteit en dissimilatieactiviteit.



Onderzoekers hebben de veranderingen van de intensiteit van de dissimilatie en de fotosynthese in de loop van het leven van *E. chlorotica* onderzocht. Volwassen zeeslakken werden uit hun natuurlijke omgeving gehaald en enkele maanden in kweek gehouden, in water zonder algen. Bepaald werden de bruto- en netto-fotosyntheseactiviteit en de dissimilatieactiviteit. Deze gegevens zijn weergegeven in afbeelding 1.

2p 2 Welke gegevens worden met P, Q en R in de legenda van afbeelding 1 aangeduid?

	P	Q	R
A	bruto-fotosynthese	netto-fotosynthese	dissimilatie
B	bruto-fotosynthese	netto-fotosynthese	dissimilatie
C	dissimilatie	bruto-fotosynthese	netto-fotosynthese
D	dissimilatie	netto-fotosynthese	bruto-fotosynthese
E	netto-fotosynthese	bruto-fotosynthese	dissimilatie
F	netto-fotosynthese	dissimilatie	bruto-fotosynthese

Metingen die kunnen worden verricht aan de opname of afgifte van gassen door *E. chlorotica*, betreffen:

- 1 zuurstof in het licht;
- 2 zuurstof in het donker;
- 3 koolstofdioxide in het licht;
- 4 koolstofdioxide in het donker.

2p 3 Welke van deze metingen is minimaal nodig om de intensiteit van de dissimilatie van *E. chlorotica* te bepalen, als je ervan uitgaat dat de dissimilatie van de slak constant is gedurende een etmaal?

- A meting 1 of meting 2
B meting 1 of meting 3
C meting 2 of meting 3
D meting 2 of meting 4

Het chloroplastgenoom bevat zo’n 10% van alle genen die betrokken zijn bij de fotosynthese in de chloroplast. De overige genetische informatie is aanwezig in het slakgenoom. Voor een deel zijn dit genen die al voor de kleptoplastie in DNA van de slak aanwezig waren. Andere genen zijn waarschijnlijk door horizontale genoverdracht van het chloroplast-DNA naar het kernDNA van de slak verhuisd.

Bepaalde eiwitten hebben zowel een functie in de fotosynthese als in andere stofwisselingsprocessen.

- 3p 4 – Welk enzym speelt zowel in de oxidatieve fosforylering als in de lichtreactie een belangrijke rol?
- Welk proces wordt door dit enzym gekatalyseerd?
 - Waardoor wordt de energie voor dit proces geleverd?

Het slakgenoom bevat fotosynthesegenen van de alg, zoals het PsbO-gen. Het eiwit dat gecodeerd wordt door het PsbO-gen, houdt mangaan op zijn plaats in een onderdeel van fotosysteem II.

- 2p 5 Welke reactie wordt door dit mangaan-eiwitcomplex direct mogelijk gemaakt?
- A absorptie van fotonen
 - B reductie van NADP⁺ in NADPH
 - C transport van H⁺ over het thylakoïdmembraan
 - D vrijmaken van elektronen uit water

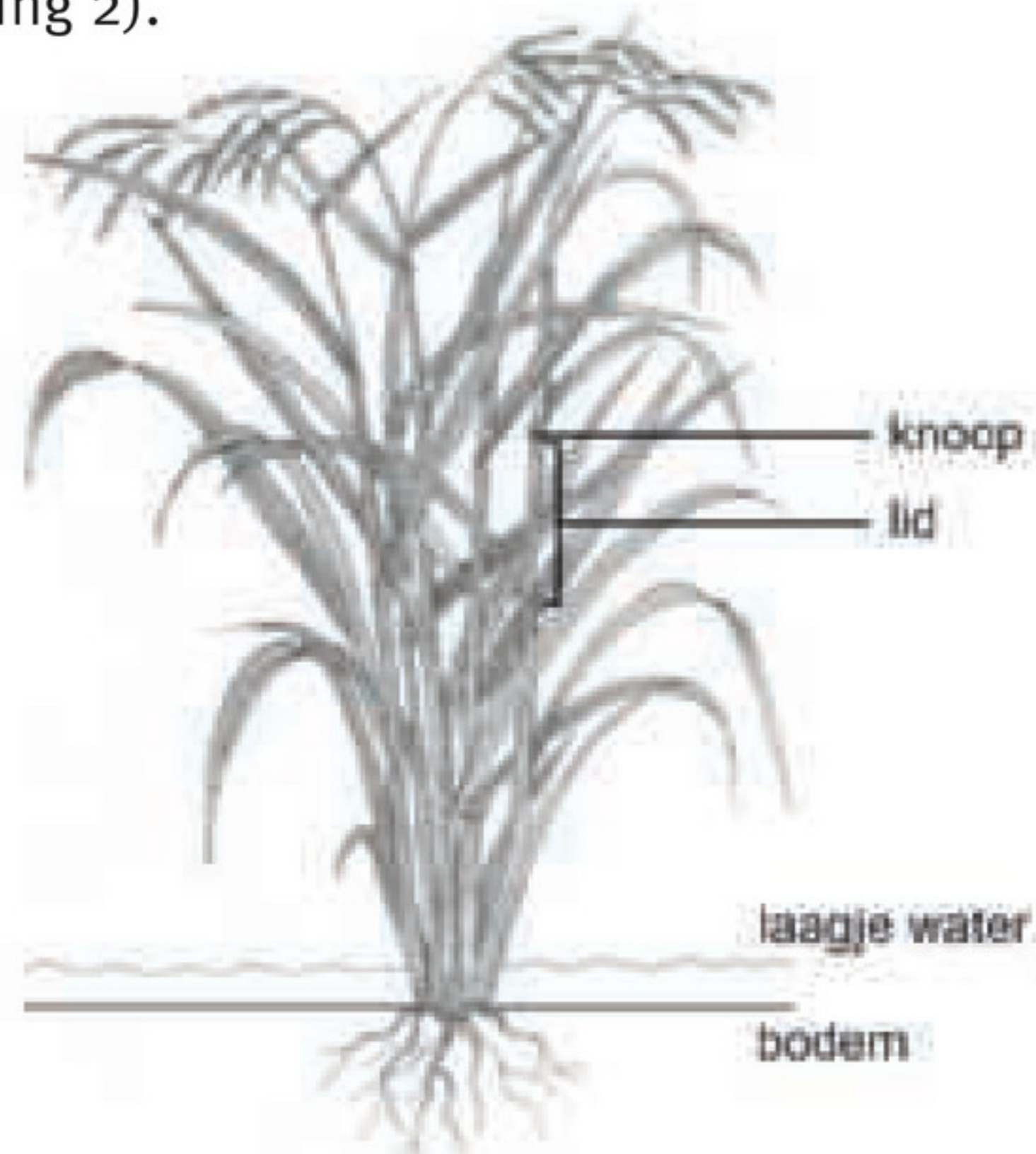
ONDERDOMPELGEN MAAKT RIJSTRASSEN 'WATERPROOF'

Bron: pilotexamen vwo 2014-1, vraag 2, 3, 6, 7, 8 en 9.

Het is maar een simpel gen, maar wel één dat bij miljoenen mensen honger kan voorkomen. Plantenveredelaar David Mackill van het International Rice Research Institute is erin geslaagd om uit een laagproductief, Indiaas rijstras het 'onderdompelgen' Sub1A in te kruisen in veel gebruikte commerciële rijstrassen. Dankzij dit onderdompelgen kan rijst langdurige overstromingen doorstaan.

Rijst is een semi-aquatische plantensoort, maar blijkt bijna even gevoelig voor volledige onderdompeling als veel landplantensoorten. Gewone rijstplanten die compleet onder water worden gezet, reageren meestal door hun celdeling en celstrekking te versnellen. Celdeling vindt vooral plaats in de knopen, celstrekking vooral in de leden van de rijststengels (tussen de knopen, zie afbeelding 2).

► Afb. 2 Rijstplant.



Versnelde lengtegroei is een reactie van rijstplanten op langdurige onderdompeling. Deze reactie is voor het overleven van de plant voordelig.

- 2p 6 Leg dit uit aan de hand van een stofwisselingsproces dat onder water slechter zal verlopen dan boven water.

Uit proeven waarbij rijstplanten met gibberelline worden besproeid, blijkt dat dit plantenhormoon de stengelgroei stimuleert. Het effect van gibberelline op twee rijstmutanten met dwerggroei wordt onderzocht: rijstmutant type 1 mist het gen voor de synthese van gibberelline, rijstmutant type 2 mist het gen voor de receptor voor gibberelline.

- 2p 7 Wat zal het effect zijn als beide typen rijstmutanten worden besproeid met een gibberellineoplossing?
- A Het zal bij beide typen geen effect hebben.
 - B Beide typen rijstmutanten zullen sneller groeien.
 - C Rijstmutant 1 zal hierdoor sneller groeien, rijstmutant 2 niet.
 - D Rijstmutant 2 zal hierdoor sneller groeien, rijstmutant 1 niet.

Het hormoon gibberelline heeft in wortelcellen een heel ander effect dan in cellen uit de stengel van de rijstplant. Over de oorzaak hiervan worden twee beweringen gedaan:

- 1 In de verschillende celtypen worden verschillende receptoren gevormd.
- 2 In de verschillende celtypen worden andere genen aan- of uitgeschakeld.

- 2p 8 Welke van deze beweringen kan of welke kunnen een verklaring zijn voor het verschil in effect van eenzelfde hormoon op verschillende celtypen?
- A alleen 1
 - B alleen 2
 - C beide beweringen
 - D geen van beide beweringen

De nieuwe eigenschap waar het om gaat bij deze 'onderdompel'rijst, is het bestand zijn tegen langdurige overstromingen.

- 2p 9 Noteer twee voor een hoge opbrengst belangrijke eigenschappen die bij deze rijstplanten niet verloren mogen gaan.
- 2p 10 Beschrijf twee mogelijke negatieve effecten van een genetisch gemodificeerde rijstvariant op de omgeving, die uit veldproeven kunnen blijken.
- 2p 11 Leg uit dat de ontwikkeling van rijstrassen met het onderdompelgen een bijdrage kan leveren aan de productie van voldoende voedsel voor een groeiende wereldbevolking.

Olympiade

►►  VOORRONDE BIOLOGIE OLYMPIADE 2016, VRAAG 11,12,14

Sluit aan bij: T3, BS3

‘Longen van de aarde’

- 5 De term ‘longen van de aarde’ voor gebieden als het Amazonegebied spreekt erg tot de verbeelding. Hierdoor zijn er mensen die de gevolgen van ontbossing in deze gebieden op hun eigen zuurstofbehoefte betrekken.

- a Planten verkrijgen hun biomassa door fotosynthese. Welke stof draagt het meeste bij aan de toename van de biomassa van een plant?

- A H_2O
- B CO_2
- C O_2

De zuurstof die wordt vrijgemaakt bij de fotosynthese, is voor ons van levensbelang.

- b Tijdens welke reactie van de fotosynthese wordt die zuurstof vrijgemaakt? En van welke moleculen is die zuurstof afkomstig?

	<i>reactie</i>	<i>zuurstof afkomstig van</i>
A	donkerreactie	CO_2
B	donkerreactie	H_2O
C	lichtreactie	CO_2
D	lichtreactie	H_2O

De term ‘longen van de aarde’ om aan te geven dat regenwouden zuurstof produceren, is biologisch gezien onzin. In verband hiermee worden over het stabiele stadium van het regenwoud de volgende beweringen gedaan:

- I Als er geen toename is van de totale biomassa, is er geen netto productie van O_2 .
- II 's Nachts geven de bomen er CO_2 af door de donkerreactie van de fotosynthese die dan plaatsvindt.
- III De reducers in het regenwoud produceren meer koolstofdioxide bij de dissimilatie dan de producenten verbruiken bij de koolstofassimilatie.

- c Geef voor iedere bewering aan of deze juist of onjuist is.

►► VOORRONDE BIOLOGIE OLYMPIADE 2012, VRAAG 11

Sluit aan bij: T3, BS5

Zuurstofverbruik muis

- 6 Een muis heeft zuurstof nodig voor de aerobe dissimilatie. Bij gebrek aan zuurstof zullen de oxidatieve fosforylering en de citroenzuurcyclus stilvallen.

Waardoor stoppen zowel de citroenzuurcyclus als de oxidatieve fosforylering dan?

	waardoor stopt citroenzuurcyclus?	waardoor stopt oxidatieve fosforylering?
A	er is O ₂ nodig	er is NAD ⁺ nodig uit citroenzuurcyclus
B	er is O ₂ nodig	er is NADH nodig uit citroenzuurcyclus
C	er is NAD ⁺ nodig uit oxidatieve fosforylering	er is O ₂ nodig
D	er is NADH nodig uit oxidatieve fosforylering	er is O ₂ nodig

►► VOORRONDE BIOLOGIE OLYMPIADE 2013, VRAAG 15 T/M 18

Sluit aan bij: T4, BS2, BS3 en BS4

Hemochromatose

- 7 Hemochromatose is een van de meest voorkomende erfelijke ziektes in Noord Europa. Deze ziekte erft recessief en autosomaal over en wordt gekenmerkt door een toenemende ophoping van ijzer in het lichaam. Dit wordt veroorzaakt door het niet functioneren van het eiwit HFE in de darmwand. Onder normale omstandigheden regelt dit eiwit de opname van ijzer in de darmwandcellen. In 90% van de gevallen wordt hemochromatose veroorzaakt door een mutatie van het HFE-gen. Er zijn twee vormen van het HFE-gen: het normale HFE-allel en het gemuteerde HFE-allel, die respectievelijk coderen voor een normaal HFE-eiwit en een abnormaal HFE-eiwit. In afbeelding 1 is de nucleotidensequentie van beide HFE-allelen met elkaar vergeleken. De DNA-streng die is weergegeven is de DNA-streng die niet wordt gebruikt voor transcriptie.

► Afb. 1

positie van nucleotiden	835	840	845	850
normaal <i>HFE</i> allel				
	...CAGAGATATACGTGCCAGGTG...			
positie van nucleotiden	835	840	845	850
gemuteerd <i>HFE</i> allel				
	...CAGAGATATACGTACCAAGGTG...			

De codering start vanaf nucleotide 834.

- a Geef de drieletterafkorting van het aminozuur dat in het abnormale HFE-eiwit wordt ingebouwd als gevolg van een mutatie in het HFE-allel.

Van drie kinderen uit een familie waarin hemochromatose voorkomt, wordt het genotype bepaald. Hiervoor wordt een restrictie enzym Rsa I gebruikt om DNA-fragmenten te verkrijgen die van elkaar gescheiden worden door middel van elektroforese. In afbeelding 2 is de DNA-sequentie en de plaats waar het Rsa I “knipt”, weergegeven.

► Afb. 2 Knipplaats van Rsa I



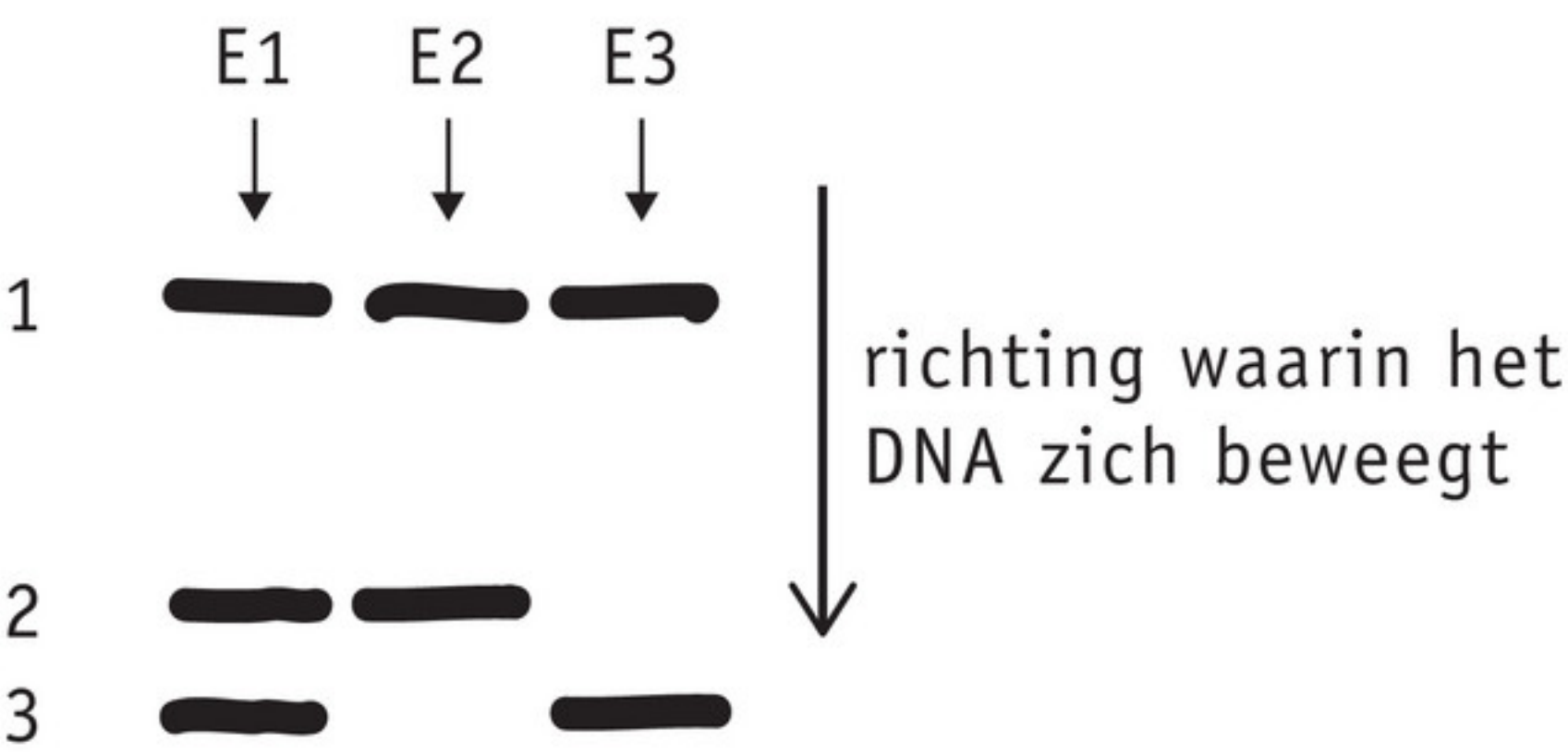
► Afb. 3

nucleotide nummer	1	240									250	270													278	357
normaal HFE	G	...	G	C	T	G	T	A	C	C	C	C	C	...	A	C	G	T	G	C	C	A	G	...	C	
gemuteerd HFE	-	...	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	...	-	-	-	-	A	-	-	-	-	...	-	

In afbeelding 3 is een deel weergegeven van een fragment van het normale HFE-allel en van het gemuteerde HFE-allel, bestaande uit 357 nucleotiden. De resterende sequentie is voor beide allelen gelijk en bevat geen knipplaats voor Rsa I. De koppelstreepjes stellen nucleotiden voor in het gemuteerde allel, die identiek zijn aan de nucleotiden in het normale allel.

- b Bepaal met behulp van afbeelding 2 en 3 voor het mutant allel het aantal fragmenten (omcirkel het juiste antwoord).
2 / 3 / 4 / 5
- c Noteer de lengte van het langste en van het kortste fragment in basenparen (bp) na hydrolyse met Rsa I.
langste: ... bp
kortste: ... bp

► Afb. 4



In afbeelding 4 is een gedeelte weergegeven van een elektroforese-gel van de hydrolyseproducten van het fragment bestaande uit 357 nucleotiden, na behandeling met Rsa I. De donkere banden op de gel zijn een weergave van de DNA-fragmenten van drie kinderen E1, E2 en E3. DNA-fragmenten kleiner dan 50 nucleotiden zijn niet zichtbaar op dit gedeelte van de gel.

Vier leerlingen hebben de zichtbare fragmenten 1, 2 en 3 uit de elektroforese-gel in afbeelding 4 gespecificeerd door ze in verband te brengen met het normale allel en het gemuteerde allel.

- d Welke leerling heeft dat op de juiste manier gedaan?
Omcirkel het nummer.

	Fragment 1	Fragment 2	Fragment 3
Leerling 1	84	113	244
Leerling 2	357	244	113
Leerling 3	244	113	84
Leerling 4	113	244	357

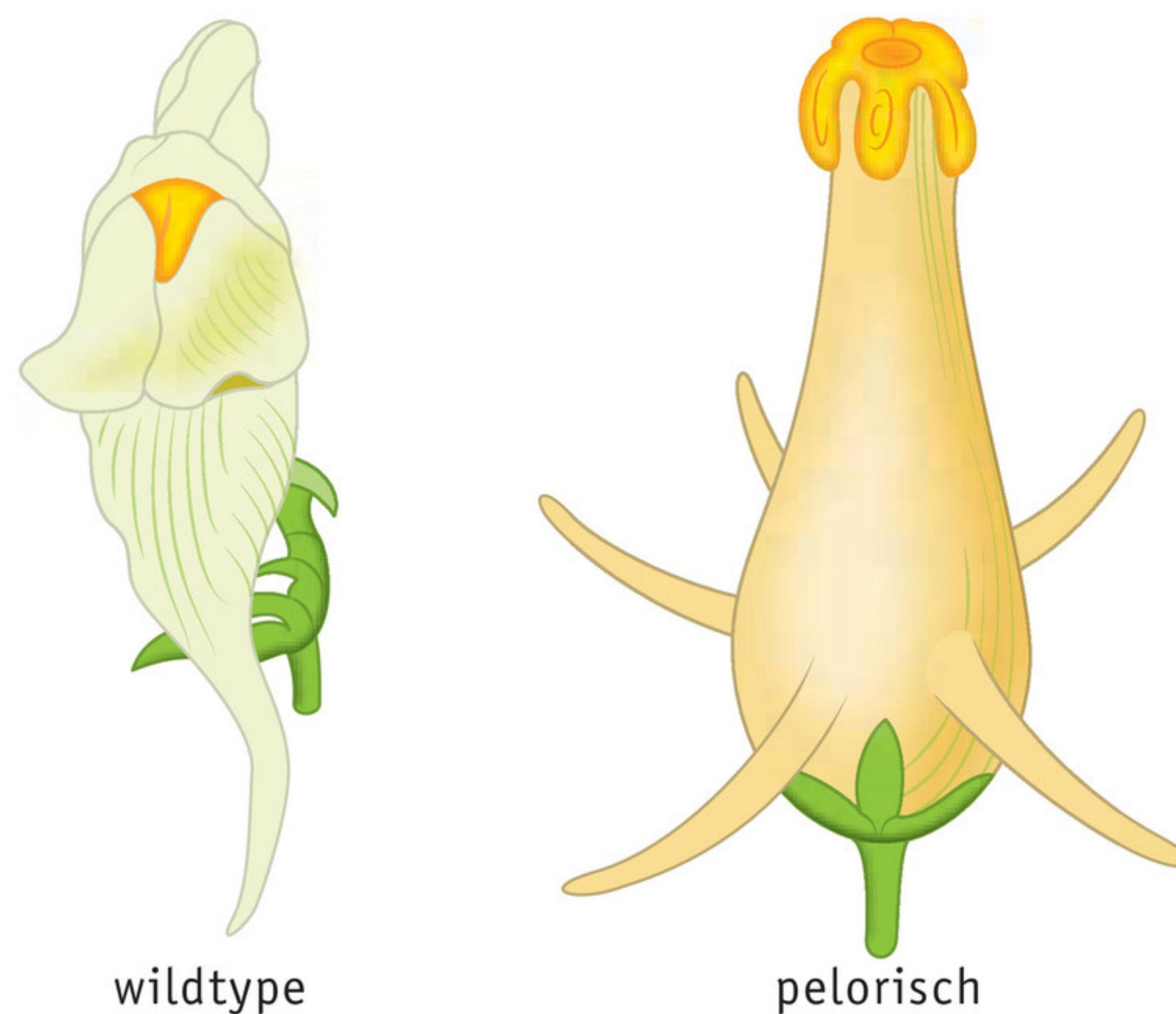
► VOORRONDE BIOLOGIE OLYMPIADE 2019, VRAAG 7 T/M 10

Sluit aan bij: T4, BS2 en BS5

Bloemvorm van het vlasbekje

- 8 Ongeveer 250 jaar geleden constateerde Linnaeus bij het vlasbekje (*Linaria vulgaris*) een afwijkende bloemvorm. Naast het wildtype (linker afbeelding van afbeelding 5), komt het mutante type ‘pelorisch’ voor (rechter afbeelding).

► Afb. 5

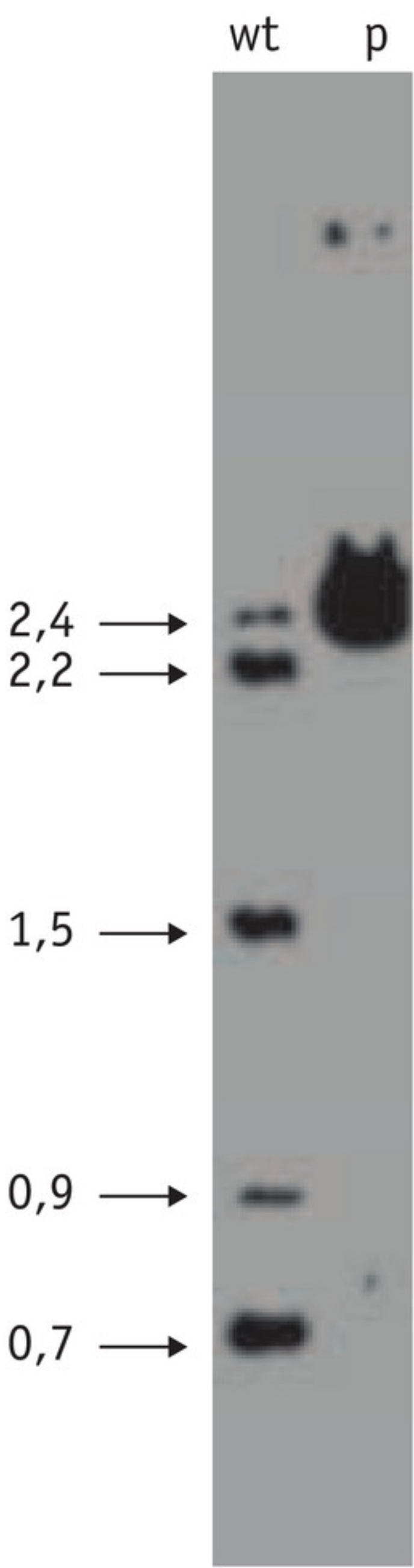


Met behulp van restrictie-enzymen is nu onderzocht hoe het *Lcyc*-gen de bloemvorm bepaalt van wildtype en mutante vlasbekjes. Het *Lcyc*-gen is geïsoleerd door het DNA te knippen met het restrictie-enzym *HindIII*.

Er ontstaan dan verschillende fragmenten waaronder fragmenten met een lengte van 2400 basenparen (2,4 kbp) waarin het te onderzoeken *Lcyc*-gen ligt.

Aan deze 2,4 kbp fragmenten is vervolgens een tweede restrictie-enzym (*PstI*) toegevoegd. Omdat *PstI* maar kort heeft kunnen inwerken, heeft het enzym niet alle fragmenten op alle restrictie-sites geknipt. De hieruit ontstane DNA-fragmenten zijn op grootte gescheiden door middel van gelelektroforese. Het resultaat hiervan is weergegeven in afbeelding 6.

► Afb. 6



Hierin geeft de kolom wt de fragmenten van het wildtype aan en kolom p die van het peloric *Lcyc*-allel. De getallen ernaast geven de grootte van de DNA-fragmenten aan in kbp. Fragmenten kleiner dan 0,3 kbp zijn niet zichtbaar.

- a Op hoeveel verschillende plaatsen heeft *Pst*I het wildtype-fragment geknipt? En op hoeveel verschillende plaatsen heeft *Pst*I het peloric-fragment geknipt? Kies uit 0 tot en met 5.

enzym	afkorting	restrictiesite	enzym knipt wel (+) of niet (-)
<i>Dde</i> I	D	CTNAG	+
		<u>CTNAG</u>	-
<i>Ma</i> eII	Ma	ACGT	+
		<u>ACGT</u>	-
<i>Ms</i> pI	M	CCGG	+
		<u>CCGG</u>	-
<i>Ha</i> eIII	H	GGCC	+
		<u>GGCC</u>	-
<i>Hi</i> ndIII	Hi	AAGCTT	+
		<u>AAGCTT</u>	+
<i>Pst</i> I	P	CTGCAG	+
		<u>CTGCAG</u>	-
<i>Sau</i> 3AI	S	GATC	+
		<u>GATC</u>	-

Uit sequencing is gebleken dat de nucleotidenvolgorde van het wildtype *Lcyc*-allel niet anders is dan de nucleotidenvolgorde van het peloric *Lcyc*-allel. Het verschil in het aantal restrictiefragmenten komt doordat sommige restrictie-enzymen niet in staat zijn om DNA te knippen als de restrictie-site gemethyleerd is. In de tabel zijn enkele gegevens over restrictie-enzymen weergegeven. De restrictiesites die onderstreept zijn bevatten een methyl-groep.

Hierover worden de volgende beweringen gedaan:

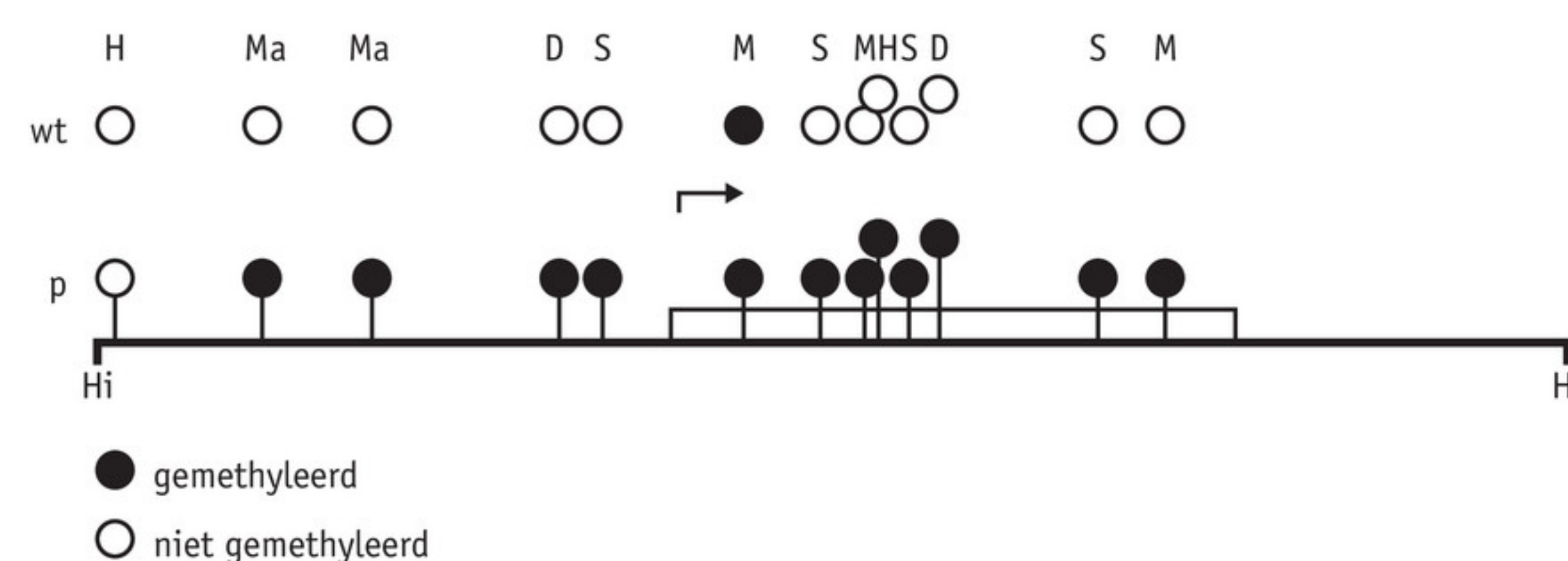
Het 2,4 kbp-fragment met het ...

- I ... wildtype *Lcyc*-allel bevat **geen** AAGCTT-restrictiesite.
- II ... peloric *Lcyc*-allel kan een AAGCTT-restrictiesite bevatten.
- III ... wildtype *Lcyc*-allel bevat **geen** CTGCAG-restrictiesite.
- IV ... peloric *Lcyc*-allel bevat een CTGCAG-restrictiesite.

b Geef voor elke bewering aan of deze **juist** of **onjuist** is.

Afbeelding 7 geeft het 2,4 kbp-fragment met het *Lcyc*-gen weer. Met letters is de plaats van een aantal restrictie-sites aangegeven. De bolletjes geven de methylering van die restrictiesites weer bij wildtype en bij peloric. De rechthoek is het deel van het *Lcyc*-gen waarlangs transcriptie plaatsvindt. De pijl geeft het startpunt van de transcriptie en de transcriptierichting aan.

► Afb. 7



Methylering van DNA kan van invloed zijn op de genexpressie. Als de promotor van een gen is gemethyleerd wordt het gen niet getranscribeerd.

c Welk van de volgende restrictie-enzymen is gebruikt om methylering van de promotor bij het peloric allel aan te tonen? Kies uit H, Hi, M, S.

Over het verschil in fenotype tussen wildtype en peloric worden de volgende beweringen gedaan:

Het verschil tussen wildtype en peloric wordt veroorzaakt...

- I ... door epigenetische factoren.
- II ... doordat het wildtype allel wordt geknipt.
- III ... doordat bij het peloric allel de RNA-polymerase niet kan binden aan de promotor.

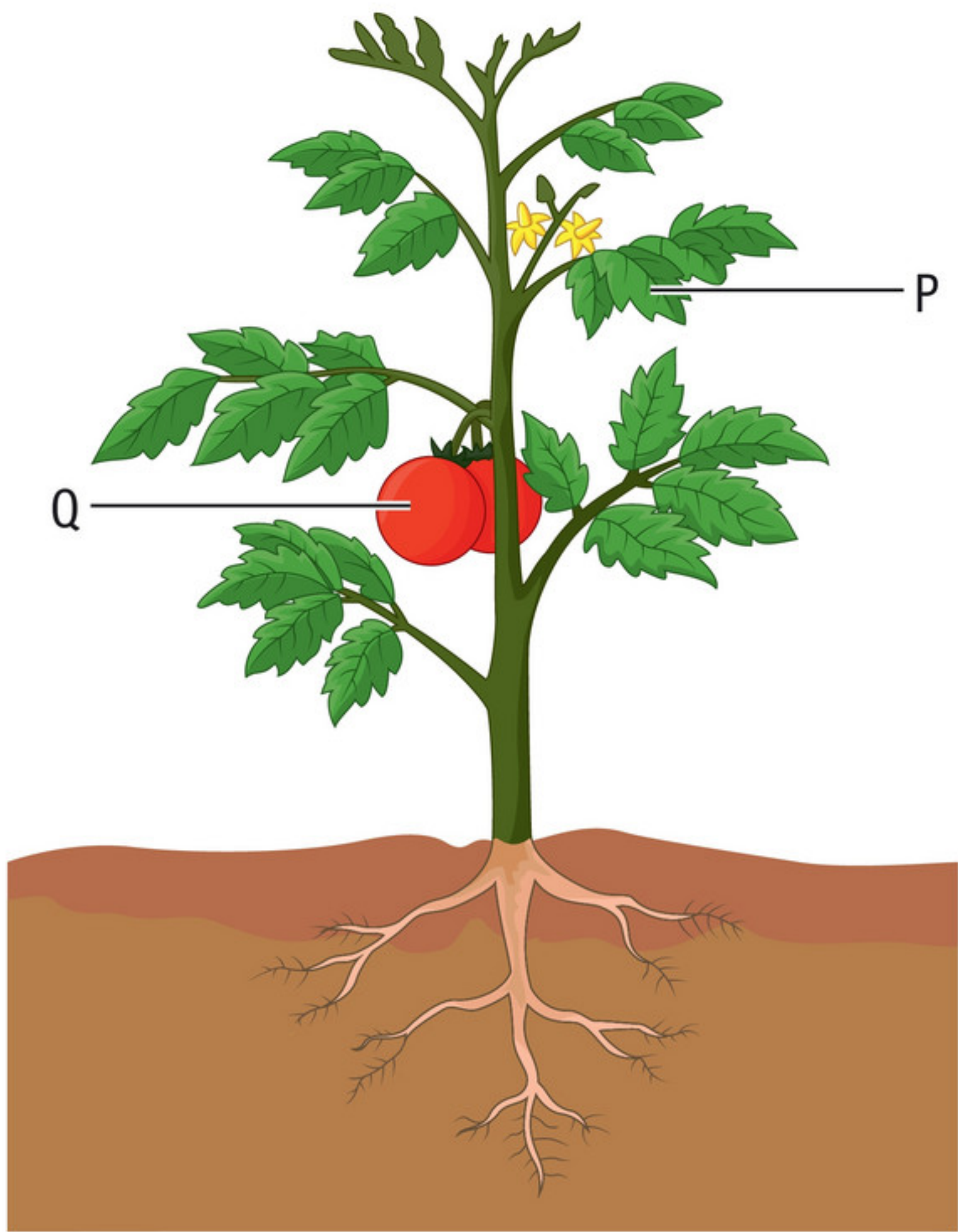
d Geef voor elke verklaring aan of deze wel of niet een mogelijk juiste verklaring is.

VOORRONDE BIOLOGIE OLYMPIADE 2019, VRAAG 32 T/M 34
Sluit aan bij: T5, BS1 en BS2

Planten die water besparen

- 9 Op een warme, droge zomerdag kan de verdamping vanuit de bladeren van een tomatenplant zo groot zijn, dat er water wordt onttrokken uit de vruchten.
- In afbeelding 8 is een tomatenplant getekend waarin blad P water onttrekt aan vrucht Q.

Afb. 8



- a Op welke plaats is de waterpotentiaal het meest negatief? En via welke vaten vindt het watertransport vanuit de vrucht naar de bladeren plaats?

	waterpotentiaal meest negatief op	watertransport via
A	plaats P	bastvaten
B	plaats P	houtvaten
C	plaats Q	bastvaten
D	plaats Q	houtvaten

Als planten nauwelijks water kunnen opnemen, zoals in de extreem droge zomer van 2018, sluiten ze hun huidmondjes om verdamping zoveel mogelijk te beperken.

Hierover worden de volgende beweringen gedaan:

- I Het sluiten van huidmondjes is een gevolg van de stijging van de osmotische waarde in de sluitcellen van de huidmondjes.
- II Door het langdurig sluiten van huidmondjes neemt de glucoseproductie in de bladeren af.

- b** Geef voor iedere bewering aan of deze juist of onjuist is.

Als het na een periode van droogte weer gaat regenen, lijken planten soms enorm snel te groeien. Dit is een gevolg van de groei van cellen ten gevolge van het vergroten van de vacuoles door de opname van water.

- c** Noteer de naam van deze vorm van celgroei.

►  VOORRONDE BIOLOGIE OLYMPIADE 2014, VRAAG 4

Sluit aan bij: T5, BS2 en BS3

Sinaasappelsap

► Afb. 9



Het kost 50 glazen water om genoeg sinaasappels te kweken voor 1 glas sinaasappelsap.

- 10** “Het kost 50 glazen water om genoeg sinaasappels te kweken voor 1 glas sinaasappelsap”.
- Over de hoeveelheid water die niet in dat ene glas sinaasappelsap zit, worden de volgende uitspraken gedaan.
- I Dit water is deels door verdamping uit de sinaasappelboom verdwenen.
 - II Dit water is deels gebruikt bij de fotosynthese van de sinaasappelboom.
 - III Dit water is deels opgenomen in het cytoplasma van cellen in de sinaasappelboom.
 - IV Dit water is deels aanwezig in de intercellulaire ruimtes in de sinaasappelboom.
 - V Dit water is gebruikt voor dissimilatie in de sinaasappelboom.

Geef van elke uitspraak aan of deze juist (+) of onjuist (-) is.

3'-uiteinde 67
5'-uiteinde 67

A

absorptiecentrum 160
acetyl-co-enzym A 40
actieve centrum 15
activator 21, 106
activeringsenergie 16
adenine 67
adenosinetriofosfaat 12
adhesiekrachten 154
ADP (adenosinetriofosfaat) 12
afleesrichting 73
afweer, chemische 175
afweer, indirecte 175
afweer, mechanische 175
alcoholgisting 45
aminozuren, essentiële 33
aminozuur 32
amylose 31
anticodon 93
antisense-DNA 127
apo-enzym 16
assimilatie, voortgezette 11
ATP (adenosinetriofosfaat) 12

B

basenparing 67
bastvaten 151
beperkende factor 161
biotechnologie 121
bruto-fotosynthesereactie 26

C

calvincyclus 26
cambium 145
cDNA 126
celdifferentiatie 104
celkerntransplantatie 122
cellulose 31
celstrekking 145
celtypen 102
centrale cilinder 151
centrum, actieve 15
chemische afweer 175
chemische energie 10
chemische receptoren 10
chemosynthese 28
chlorofyl 23
chloroplasten 23
cilinder, centrale 151
cisgenese 124
citroencyclus 40

code, genetische 92
coderende streng 86
codon 92
co-enzym 16
cofactor 16
cohesiekrachten 154
complementair DNA 126
copyDNA (cDNA) 126
corepressor 101
crossing-over 118
cytosine 67

D

decarboxylering 40
dekweefsel 144
deletie 111
denaturatie 18
desoxyribose 67
dipeptide 33
disacharide 30
DNA repetitief 70
DNA, complementair 126
DNA, niet-coderend 70
DNA-fingerprint 81
DNA-ligase 73
DNA-methylering 107
DNA-molecuul, dubbelstrengs 68
DNA-molecuul, enkelstrengs 67
DNA-polymerase 73
DNA-repairsysteem 114
DNA-replicatie 72
donkerreacties 23
dubbelstrengs DNA-molecuul 68

E

elektronentransportketen 43
endodermis 151
energie, chemische 10
energiedrempel 16
enhancers 106
enkelstrengs DNA-molecuul 67
enzymactiviteit 18
enzymen 15
epigenetica 107
essentiële aminozuren 33
exons 88

F

factor, beperkende 161
FAD 42
fosfolipiden 37
fosforylering 13
fosforylering, oxidatieve 40
fotofosforylering 25

fotosynthese 23
fotosynthese, intensiteit van de 161
fotosysteem 24
fototropie 171

G

gaswisseling 159
gelelektroforese 79
genetische code 92
genetische modificatie 123
genexpressie 99
genoom 66
genoommutaties 111
genregulatie 99
geotropie 171
ggo 123
gisting 45
glycerol 35
glycogeen 31
glycolyse 40
goedaardig 115
groeipunten 145
guanine 67

H

hhaplotype 118
helicase 72
histonen 68
houtvaten 151
huidmondjes 154

I

indirecte afweer 175
inductor 100
insertie 111
intensiteit van de fotosynthese 161
introns 88

J

jaargrens 147
jaarring 147

K

kernDNA 66
kiem 167
kloon 122
knock-outgen 127
koolstofassimilatie 11
krebscyclus 40
kruisbestuiving 167
kwaadaardige tumoren 115

L

leidende streng 73

lichtreacties 23
lipiden 35

M

matrijsstreng 86
mechanische afweer 175
meeldraden 166
meervoudige onverzadigde
 vetzuren 36
melkzuur 46
melkzuurgisting 46
meristemen 145
messenger RNA (mRNA) 85
metabolisme 10
metastase 115
micro-RNA (miRNA) 108
miRNA 108
modificatie, genetische 123
monosachariden 30
mtDNA 66
multipotente 103
mutagene stoffen 114
mutagene straling 114
mutaties 111

N

NAD⁺ 13
NADP⁺ 13
netto-fotosynthesereactie 26
niet-coderend DNA 70
non-disjunctie 111
nuclease 114
nucleïnezuur 67
nucleosoom 68
nucleotide 67

O

Okazaki-fragmenten 73
oliën 36
omnipotent 103
oncogen 115
onverzadigd vetzuur 36
operator 100
operon 100
oxidatieve fosforylering 40

P

PCR 78
peptidebinding 33
plasmiden 66
plastiden 148
pluripotent 103
polymerisatie 30

polypeptide 33
polyploidie 121
polyribosomen 96
polysacharide 31
pre-mRNA 88
primaire structuur 33
primer 73
promotor 86
proteïnen 32
proto-oncogenen 115

Q

quaternaire structuur 34

R

reactieketens 21
reactieproduct 15
recombinant-DNA-techniek 124
recombinatie 117
regulatorgenen 99
release-factor 96
remstoffen 21
repetitief DNA 70
replicatiebel 72
repressor 100
restrictie-enzymen 81
reverse-transcriptase 126
RNA 85
RNA, messenger 85
RNAi 108
RNA-interferentie (RNAi) 108
RNA-polymerase 86
RNA-processing 88

S

sacharide 30
secundaire structuur 34
sequensen 79
sequentie 69
S-fase 72
signaalstoffen 171
sluitcellen 154
spliceosoom 89
splicing 89
stamcellen 102
stamper(s) 166
startcodon 92
stofwisseling (metabolisme) 10
stopcodons 92
streng, coderende 86
streng, leidende 73
streng, volgende 73
structuur, primaire 33

structuur, quaternaire 34
structuur, secundaire 34
structuur, tertiaire 34
structuurgenen 100
substitutie 111
substraat 15
substraatspecifiek 15
suppressorgen 114

T

telomeer 75
telomerase 102
template-streng 86
tertiaire structuur 34
thylakoïden 23
thymine 67
totipotent 103
transcriptie 86
transcriptiefactoren 86
transgenese 124
translatie 93
triplet 92
tripletcode 92
trisomie-21 114
tumor 115
tumoren, kwaadaardige 115

U

uracil 85

V

vaatweefsel 144
verbranding 39
verdampingsstroom 154
verzadigd 36
vetten 36
vetzuren, meervoudige
 onverzadigde 36
vetzuur 35
vetzuur, onverzadigd 36
volgende streng 73
voortgezette assimilatie 11
vulweefsel 144

W

waterpotentiaal 153
worteldruk 152
wortelharen 151

Z

zaad 167
zelfbestuiving 167
zwavelbrug 34

AUTEURS

Deze release bouwt voort op vorige edities van BVJ geschreven door:
Arteunis Bos, Marianne Gommers, Arthur Jansen, Onno Kalverda, André van Leijen, Ruud Passier, Hans Rawee, Theo de Rouw, Gerard Smits, Ben Waas, René Westra

REDACTIE

Ivonne Hermens, Grada Hooijer

FOTO'S EN ILLUSTRATIES

123RF: thema 3: 1.2; thema 4: ontdekken 2, 7, 63, 76, samenhang 1; ANP Photo, Rijswijk: thema 3: 59; thema 4: ontdekken 1; Boekomslag: Bjorn, Fotografie: Bob Barten: thema 4: 68; Canstock: thema 3: 62; Erik Eshuis Infographics, Groningen: thema 3: 3, 8, 9, 11, 20, 23, 24, 25, 29, 53, 56; thema 4: 2, 12, 19, 20, 21, 33, 34, 35, 40, 41, 43, 44, 45, 50, 52, 53, 55, 61, 64, 66; thema 5: 16, 17, 18, 20, 22, 26, 27, 29, 30, 32, 35, 41, 48; olympiade: 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9; Uit examen: thema 1: examentrainer 1, examentrainer 2, examentrainer 3; thema 2: examentrainer 1, examentrainer 2; thema 4: examentrainer 1, examentrainer 2; thema 5: 23, examentrainer 1, examentrainer 2; Dr. W. Gehring, University of Basel, Zwitserland: thema 4: 54; www.glofish.com / Wikimedia Commons: thema 4: 74; Hollandse Hoogte, Den Haag: thema 3: ontdekken lb, thema 5: 12; Imageselect, Wassenaar: thema 3: 22, 60; thema 4: ontdekken lb; iStockphoto: thema 3: ontdekken 1; Medical Visuals / Maartje Kunen, Arnhem: thema 3: 42, 50; thema 4: 3, 4, 5, 6, 8, 11, 13, 14, 15, 16, 17, 22, 23, 28, 29, 31, 32, 47, 51, 56, 59, 60, 65, 73, samenhang 2; thema 5: 4, 5, 6, 7.1, 10, 13, 14, 15, 33, 36, 37, 38, 39, 45, 46, 47, 49, samenhang 2; Merlijn Michon Fotografie, Amsterdam: thema 5: 50; Nationale Beeldbank, Rotterdam: thema 3: 7; thema 5: 53; NOAA/ VENTS Program, NOAA.gov: thema 3: 30; Reuters / Novum Nieuws, Amsterdam: thema 3: samenhang 1; Science Photo Library / ANP Photo, Rijswijk: thema 3: 34.3; thema 4: 10, 36; thema 5: 7.2; Shutterstock: thema 5: 8, 11 l, r, 24, 34, 43, 44, 54; Theo Scholten / www. driejuni.nl: thema 5: samenhang 1; Bas Teunis Zoölogical Illustrations, Sinderen: thema 5: 42; Voermans Van Bree Fotografie, Arnhem: thema 5: practica 1.1, 1.2; Henk van de Vrande: thema 5: 19; Wageningen University and Research: thema 5: ontdekken lb;

ONTWERP

Uitgeverij Malmberg

OPMAAK

Pointer grafische vormgeving, Geldrop

BEELDVERWERVING

B en U International Picture Service, Amsterdam

BEELDEN OMSLAG EN THEMAOPENINGEN

omslag: SEM schimmelcellen, Getty Images
thema 3: plantencellen, Getty Images
thema 4: foto's kijken, Hollandse Hoogte, Den Haag
thema 5: Hortus Botanicus, Hollandse Hoogte, Den Haag

De uitgever heeft getracht met alle rechthebbenden op beelden en tekst in contact te treden. Mogelijk is dit niet in alle gevallen gelukt. Degene die meent op beelden en/of tekst recht te kunnen doen gelden, wordt verzocht in contact te treden met Uitgeverij Malmberg te 's-Hertogenbosch.

ISBN 978 94 020 6508 4

Release 2020, eerste oplage

MALMBERG

Alle rechten voorbehouden. Niets uit deze uitgave mag worden verveelvoudigd, opgeslagen in een geautomatiseerd gegevensbestand, of openbaar gemaakt, in enige vorm of op enige wijze, hetzij elektronisch, mechanisch, door fotokopieën, opnamen, of enige andere manier, zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van de uitgever.
Voor zover het maken van kopieën uit deze uitgave is toegestaan op grond van artikel 16b Auteurswet 1912 jº het Besluit van 20 juni 1974, St.b. 351, zoals gewijzigd bij het Besluit van

23 augustus 1985, St.b. 471, en artikel 17 Auteurswet 1912, dient men de daarvoor wettelijk verschuldigde vergoedingen te voldoen aan de Stichting Reprorecht (Postbus 3051, 2130 KB Hoofddorp). Voor het overnemen van gedeelte(n) uit deze uitgave in bloemlezingen, readers en andere compilatiewerken (artikel 16 Auteurswet 1912) dient men zich tot de uitgever te wenden.
© Malmberg 's-Hertogenbosch



Je mag dit boek houden.
Handig als naslagwerk.



Je mag in dit boek schrijven
en aantekeningen maken.



Je hebt ook toegang tot
de online leeromgeving.

EINDREDACTIE

Ilse Gmelig

Lineke Pijnappels

AUTEURS

Marianne Gommers

Arthur Jansen

André van Leijen

Hans Rawee

Theo de Rouw

MET MEDEWERKING VAN

Daniël van Draanen

Paula van Kranenburg

Cees Mulder

Marten Mulder

René Westra

ISBN 978 94 020 6508 4



9 789402 065084

593622